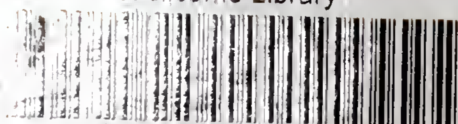
Fritz Schaudinns Arbeiten



Leopold Voss in Hamburg



Wellcome Library
22503589514



FRITZ SCHAUDINNS ARBEITEN

HERAUSGEGEBEN
MIT UNTERSTÜTZUNG DER HAMBURGISCHEN
WISSENSCHAFTLICHEN STIFTUNG

MIT 44 ABBILDUNGEN IM TEXT, DREISSIG TAFELN
UND EINEM PORTRÄT VON FRITZ SCHAUDINN



HAMBURG UND LEIPZIG
VERLAG VON LEOPOLD VOSS
1911

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

VORWORT.

Die wichtigsten Arbeiten Fritz Schaudinns, die bis jetzt in verschiedenartigen, zum Teil schwer zugänglichen Zeitschriften verstreut waren, liegen nun in einer Sammelausgabe vor. In dem Nachlaß Schaudinns wurden einige begonnene Studien über Trypanosomen, Darmprotozoen und Rhizopoden gefunden; soweit es möglich war, wurden diese Fragmente mit den größtenteils bereits fertigen Abbildungen in das Werk aufgenommen.

Die Herausgabe der zahlreichen kostspieligen Farbentafeln wäre nicht möglich gewesen, wenn nicht die Hamburgische wissenschaftliche Stiftung, deren Munifizenz sich in so vielen Fällen bereits bewährt hat, das Unternehmen materiell unterstützt hätte. Die wissenschaftliche Welt wird für die Herausgabe der Hauptschriften des um die Biologie und Medizin in gleicher Weise hochverdienten Forschers der Hamburgischen wissenschaftlichen Stiftung zu größtem Danke verpflichtet sein.

Hamburg.

Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten.

Fritz Richard Schaudinn

wurde am 19. September 1871 zu Roeseningken in Ostpreußen geboren, besuchte die Gymnasien zu Insterburg und Gumbinnen und legte hier Ostern 1890 sein Maturitätsexamen ab. Seine ursprüngliche Absicht war, an der Universität zu Berlin Philologie zu studieren, bereits nach einem Jahr gab er aber diesen Plan auf und beschäftigte sich mit beschreibenden Naturwissenschaften, vornehmlich mit Zoologie und den verwandten Wissenszweigen.

1894 wurde er zum Doktor rer. nat. promoviert und unternahm eine Studienreise nach Norwegen. Im selben Jahre wurde er zum Assistenten am Zoologischen Institut der Universität Berlin ernannt. Am 26. Mai 1898 unternahm er in Begleitung seines Freundes Dr. F. Römer und des Tiermalers Friese auf dem Dampfer „Helgoland" eine Fahrt nach Spitzbergen und es gelang ihnen als erste deutsche Expedition Spitzbergen zu umfahren; die beiden Forscher führten die ersten Dredgezüge am Rande der berühmten Nansenrinne (81° 32′ nördl. Breite und 21° östl. Länge) aus und konnten einige wichtige topographische Aufnahmen anstellen. Die reiche zoologische Ausbeute dieser Expedition gab Anlaß zur Herausgabe einer zusammenfassenden Darstellung der gesamten arktischen Tierwelt unter dem Titel „Fauna arctica". 1898 habilitierte sich Schaudinn für Zoologie an der Universität zu Berlin, wurde 1901 an das kaiserliche Gesundheitsamt (Berlin) berufen und übersiedelte durch Vermittlung von Dr. O. Hermes, Direktor des Berliner Aquariums, im April desselben Jahres nach Rovigno (Istrien) an die dortige deutsche zoologische Station, um sich hier mit dem Studium der pathogenen Protozoen mit Muße zu beschäftigen. In die darauffolgenden Jahre fallen seine bedeutenden Entdeckungen und wir finden den jungen Forscher auf dem Höhepunkt seines Schaffens. In Rovigno war es auch, wo Schaudinn den Grund für die moderne Protistenkunde legte. Im April 1904 weilte er wieder in Berlin, wohin er als Leiter des neugeschaffenen Protozoenlaboratoriums im kaiserlichen Gesundheitsamte berufen wurde. Im Jahre 1905 entdeckte Schaudinn den Erreger der Syphilis, die Spirochaeta pallida, die er kurze Zeit darauf auf Grund ihres morphologischen Aufbaues (Periplastanhänge, beständigere enggewundene Körpergestalt) Treponema pallidum nannte und sie von den eigentlichen Spirochaeten abtrennte. [Da in der Folgezeit erkannt wurde, daß die Treponema formbeständiger ist, keine undulierende Membran besitzt, im Durchschnitt nicht flach-bandförmig, sondern rund oder ovoid erscheint, muß nach den Nomenklaturgesetzen der Name Treponema beibehalten werden.] Bald erkannte Schaudinn, daß die anscheinend so glänzende Stelle im kaiserlichen Gesundheitsamte seiner Veranlagung und seinem Temperamente nicht entsprechen könne, und mit Freuden nahm er die Stelle eines Zoologen am Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg an, zumal ihm dort vollkommene Arbeitsfreiheit in Aussicht gestellt worden war. Leider konnte er seine umfangreichen Arbeiten hier nicht mehr wesentlich weiterfördern; ein Leiden — Abszeßbildungen am Enddarm — dessen Ursprung ver-

mutlich ziemlich weit zurückreichte, nahm größern Umfang an, bald mußte er sich im Krankenhaus zu Eppendorf einer Operation unterziehen, eine Notoperation folgte alsbald und am 22. Juni 1906 um 5 Uhr morgens wurde Fritz Schaudinn im 35. Lebensjahre der Wissenschaft und seinen Freunden durch den Tod entrissen.

Dies sind die einfachen, dürren Tatsachen eines 35jährigen, schaffensfreudigen Forscherlebens, Tatsachen, die ihn mehr von der Welt trennten als inniger mit ihr verbanden. Nur zwei Begebenheiten sind es, die einen tieferen Einfluß auf sein inneres Wesen gewannen. Im Jahre 1896 lernte er in Berlin einen Menschen kennen, der ihn vollkommen verstanden hatte und das Jahr 1901 brachte ihm Zeiten frohen, ruhigen Arbeitens an den träumerischen, odysseischen Gestaden der Adria. Sonst waren für ihn, wie für Menschen höherer Art, die gewöhnlichen Kategorien des bürgerlichen Lebens ziemlich gleichgültig, es sei denn, daß sie ihn von der Ausführung seiner zahlreichen hastenden Pläne abhielten und den bitteren Grundton in sein Leben brachten. —

Nun liegt der reichste Teil eines kurzen, tatenreichen Lebens hier vor — seine Werke, durch die er sich jetzt allein verständlich machen kann. Der Herausgeber hat hier eigentlich kaum seines Amtes zu walten.

In festgefügter Weise erschienen die Arbeiten, die für ihn jedesmal tiefste Erlebnisse waren, und in denen immer wieder die alten phylogenetischen und cytologischen Probleme von neuen Seiten, unter neuen Gesichtswinkeln betrachtet, in kurzer, klarer Weise diskutiert und mit neuen Tatsachen unterstützt wurden. Klarheit und Einfachheit war die Devise dieses geborenen Forschers und seine Arbeiten brauchen nicht näher kommentiert und analysiert zu werden. Es sollen hier nur in großen Zügen die Hauptverdienste seiner Forschung hervorgehoben sowie auf die Hauptetappen seiner Tätigkeit hingewiesen werden. Als die wichtigste Leistung seiner Forscherarbeit betrachtete Schaudinn selbst die Erkenntnis von dem doppelten Kerndimorphismus der Protozoenzelle.

In seinen Hauptarbeiten beschäftigte er sich vielfach mit dem Problem von der doppelten Differenzierung der Kernsubstanzen der Protistenzelle und griff im Laufe der Untersuchungen dieses Problem immer wieder von neuen Seiten auf.

In seiner Doktordissertation, die die Fortpflanzung der Foraminiferen zum Gegenstand hatte, erkannte er bereits die eigenartige Verteilungsfähigkeit des Chromatins, das nach der Vorstellung von R. Hertwig nicht allein an den morphologisch differenzierten Kern gebunden sein muß, sondern in Form von sogenannten Chromidien in der Zelle auftreten kann. Schaudinn unterschied bereits 1895 bei den Foraminiferen den Prinzipalkern von der extranuklearen Kernsubstanz; aus dieser letzteren kann sich nach seiner Vorstellung ein neuer Kern entwickeln, indem die zerstreute Kernsubstanz zusammenklumpt, „doch wird, soweit meine Beobachtung reicht, niemals alles Chromatin zum Bau dieses Kerns verwendet, sondern ein Teil bleibt verteilt im Plasma“. Später erkannte Schaudinn, daß der Schalendimorphismus der Foraminiferen nur ein Ausdruck des Kerndimorphismus sei.

Vollkommen klar wurde aber diese Art des Kerndimorphismus (somatisches und generatives Chromatin) in seiner wichtigen Arbeit „Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden“ (Arb. a. d. kaiserlichen Gesundheitsamte XIX, 1903) zum Ausdruck gebracht. Hier setzt er zum ersten Male die Chromidien der Polystomella der Substanz der Geschlechtskerne gleich, während der Prinzipalkern den vegetativen Kern darstellt, er entspricht dem Macronucleus der Infusorien und geht beim Beginn der Geschlechtstätigkeit zugrunde; die Chromidien sind mit den Geschlechtskernen oder Mikronuclei der Infusorien zu vergleichen. Zu denselben

Resultaten kam er bezüglich des Chromidinms von Centropyxis. „Die Aufgabe der weiteren Forschung wird es nun sein, auch die Zellen der höheren Wesen auf das Vorhandensein dieser zwei, bei gewissen Protozoen für verschiedene Zwecke ausgebildeten Kernbestandteile, der Stoffwechsel- und Geschlechtskernsubstanz zu untersuchen und ihr Verhalten zueinander festzustellen. Ich vermute, daß die Verhältnisse bei den meisten Zellen, die nur einkernig sind, ähnlich liegen werden, wie bei Entamoeba coli und Actinosphaerium, daß nämlich Geschlechts- und Stoffwechselkernsubstanz während des größten Teils des Zellenlebens in einem einzigen morphologisch-differenzierten Zellkern vereinigt sind und daß nur bei pathologischen Vorgängen oder vor der Befruchtung eine Trennung stattfindet."

Schaudinn nannte in seinem gedankenreichen Vortrag „Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen" (Verhandl. d. Deutschen zoolog. Gesellschaft 1905) die vegetativen Chromidien Somatochromidien und die generativen Chromidien Gametochromidien, fügte allerdings — und diese Stelle sei den Gegnern des Chromidienbegriffes besonders ins Gedächtnis zurückgerufen — zu dem Gametochromidienbegriff folgendes hinzu: „Daß es reine Gametochromidien gibt, ganz ohne Beimengung somatischen Kernmaterials, dürfte nicht wahrscheinlich sein" (S. 26). Bereits im Jahre 1905 vertrat demnach Schaudinn den Standpunkt, zu dem erst nach etwa zwei Jahren andere Protozoenforscher, die Ansichten Schaudinns über das Chromidienproblem bekämpfend, gelangt sind.

Neben diesem Kerndualismus, den man unter den Schlagworten „vegetatives" und „generatives Chromatin" zusammenfassen kann, erkannte Schaudinn frühzeitig eine andere, ebenso wichtige doppelte Differenzierung in der Protistenzelle, die leider von manchen Autoren mit dem eben besprochenen Kerndualismus verwechselt worden ist. Während der zuerst aufgestellte Kerndualismus das Problem des Dimorphismus von Soma- und Geschlechtssubstanz behandelt, hat der eben angedeutete Dualismus den Dimorphismus des Geschlechtes selbst zum Gegenstand. Da jede Protistenzelle im ursprünglichen Zustand (Ookinet, Copula) gleichsam hemisexuell ist, so ist es klar, daß bei dieser Kernzweigeschlechtigkeit auch der zuerst erkannte Kerndualismus, der den Dimorphismus von Soma- und Geschlechtssubstanz ausdrückt, beteiligt sein muß; wir können demnach auch von weiblichen und männlichen Somato- und Gametochromidien sprechen.

Diese zweite Art von Doppelkernigkeit der Protozoen wurde aber von Schaudinn zunächst nicht unter diesem Gesichtspunkte studiert; er beschäftigte sich vielmehr in seiner Arbeit „Über das Zentralkorn der Heliozoen 1896" nur mit ihr, um die Wichtigkeit der Protozoen für die künftige Phylogenie der Kernteilungen klar zu legen. Bereits in dem Bonner Vortrag wurde der Zentralkörper der Heliozoen mit einem zweiten Zellkern verglichen, später nahm er von ihm an, daß er ein selbständiges Zellorganell darstellt, das mit dem Blepharoplast der Trypanosomen zu homologisieren ist. Aber schon in dieser ersten Heliozoenarbeit werden die wichtigen Kernverhältnisse vorausgeahnt: „Man müßte das Auftreten des Zentrosomas im Kern als eine Art endogene Kernvermehrung auffassen, wenn es sich nicht noch herausstellen sollte, daß bei der direkten Kernteilung ein kleiner Teil des Zentrosomas in den Kern hineingewandert sei, wofür ich allerdings bei der Beobachtung durchaus keinen Anhaltspunkt hatte", mit diesen Worten schloß Schaudinn seinen interessanten Vortrag in der Versammlung der Zoologischen Gesellschaft in Bonn 1896.

Die Ergebnisse seiner Heliozoenuntersuchungen rückten aber erst 1903 in den Vordergrund seines wissenschaftlichen Interesses bei Gelegenheit seiner wichtigen und höchst eigenartigen Haemosporidienuntersuchungen, die er während seines Aufenthaltes in Rovigno anstellte.

Schaudinn kam damals zu der Vorstellung, daß in der Trypanosomenzelle der oben näher erläuterte Kerndimorphismus in doppelter Weise verwirklicht ist. — Es kommt hier ein morphologisch-differenzierter Kern und ein Chromidium vor, der erstere Kern zerfällt aber wieder in zwei Kerne, in einen großen Zentralkern und in einen Karyosomblepharoplastapparat. In den somatogenerativen Kerndimorphismus ist ein zweiter Kerndualismus implantiert, der erst mit der Differenzierung der Geschlechtsformen aus dem Ookineten klar wird. Der Ookinet ist nämlich von Anfang an zwitterig; der Blepharoplast-Karyosomkern ist der Repräsentant der männlichen, der große Hüllkern der Vertreter der weiblichen Eigenschaften, die im Ookineten noch vereinigt sind. Bei der Geschlechtsdifferenzierung gewinnen die männlichen Kerneigenschaften über die weiblichen die Oberhand oder umgekehrt. — Dieser sexuelle Kampf in der Zelle wird morphologisch in der Weise zum Ausdruck gebracht, daß bald der zentrale Kern zugrunde geht und aus dem Karyosomblepharoplastapparat die neuen Kerne der männlichen Individuen hervorgehen oder umgekehrt — die letztern Kerne treten mehr in den Hintergrund und der zentrale Kern dominiert bei den weiblichen Trypanosomen.

„Daß aber sowohl Weibchen als Männchen nicht ganz von den Eigenschaften ihres Gegenstückes befreit zu werden brauchen, das beweist die Fähigkeit mancher Flagellaten sich durch Parthenogenesis beziehungsweise Etheogenesis zu vermehren und hierbei wiederum indifferente Individuen zu produzieren. — Wir kommen also zu dem Schluß, daß beide geschlechtlich differenzierte Kerne im Grunde wiederum zwitterig sind, ebenso wie ihr Mutterkern.“ Bei der Befruchtung tritt der erste somatogenerative Dimorphismus mehr in den Hintergrund vor dem weiblichen und männlichen Kerndualismus; nach den Reduktionsteilungen verschmelzen der männliche Kern mit dem geringeren männlichen Kernanteil der weiblichen Zelle und umgekehrt, es entstehen zunächst zwei Synkaryon, die sich hernach zu einem einfachen zwitterigen Amphikaryon vereinigen. Klar hat Schaudinn diesen Kerndualismus in seinem letzten, gedankenreichen Vortrag bei der Versammlung der deutschen Zoologischen Gesellschaft in Breslau 1905 auseinandergesetzt und der Überzeugung Ausdruck gegeben, daß der Lebensprozeß selbst aus dem Konkurrenzkampf dieser zwei elementar differenzierten, weiter nicht erklärbaren, antagonistischen Substanzen entspringt.

Wie ein wissenschaftliches Confiteor klangen die letzten Sätze des Vortrags aus: „Ist dieser Dualismus gestört, so hört das Leben auf. Ich halte das Bestehen dieses Dualismus, mag er nun als Dimorphismus der Kerne oder der Gesamtorganisation unserem Auge erkennbar werden, oder nur physiologisch sich bemerkbar machen, für ein Postulat bei allem Lebenden“. In diesem Vortrage faßte Schaudinn, der damals bereits schwer krank war, ahnungsvoll die Arbeit seines kurzen Lebens zusammen. Wie eine jede Lebensarbeit war auch diese ein Torso — oder ist alle Schönheit und Vollkommenheit nur ein Torso? Der Breslauer Vortrag war auch ein Programm für einen neuen Bau, der, nachdem der Meister tot, wohl nie in dieser Art weiter geführt werden wird. —

Mit großer Vorliebe war Schaudinn bemüht, der Lebensgeschichte der einzelnen Protisten bis in die feinsten entwicklungsgeschichtlichen Details nachzuforschen und ihre Entwicklungskreise zu enthüllen. Seine Untersuchungen über Foraminiferen, Coccidien, Trichosphaerium, Amoeben und Haemosporidien sind allgemein bekannt und seine Methode sowie die Art der Darstellung sind geradezu für die Art dieser Untersuchungen vorbildlich geworden. Durch seine Coccidienarbeit ist erst, wie von mehreren Seiten mit Recht betont worden ist, die richtige Auffassung in das Malariaproblem hineingebracht worden und auf Grund derartiger Vor-

arbeiten wurde es erst ermöglicht, die Lösung der Malariafrage in einer so überraschend kurzen Zeit herbeizuführen.

Bei einer jeden neuen entwicklungsgeschichtlichen Arbeit verbesserte und ergänzte Schaudinn seine früheren Beobachtungen bei den anderen Protistengruppen, ja arbeitete gelegentlich einzelne Fragestellungen wieder von neuem durch. Es war überhaupt für die Arbeitsweise dieses Forschers charakteristisch, daß er sich nicht auf das Thema seiner Arbeit beschränkte, sondern gleichzeitig mit dem neuen Problem die ihm vertrauten Fragen der Protozoologie von einem höheren Gesichtspunkt aus bearbeitete. Aus dieser Arbeitsmethode ergab sich allerdings nicht zum Vorteil des Lebenswerkes die Art seiner Publikationen — die Ergebnisse seiner Forschungen lösten einander in so rascher Reihenfolge ab, daß der rastlos tätige Forscher sie nur zum Teil in Form von vorläufigen Mitteilungen veröffentlichen konnte. Seine Beobachtungen über Entwicklung von Achromatium, Pelomyxa, Lieberkühnia, verschiedene Heliozoen, Euglena acus, mannigfache Amoeben und Sarkosporidien des Lama hatte er kaum skizziert. Sie sind für die Nachwelt verloren gegangen.

In dem oben angedeuteten Sinne hat er bei seinen Halteridienuntersuchungen das Wesen der Malaria einer nochmaligen Bearbeitung unterzogen und faßte zuletzt das Plasmodium als einen stark veränderten doppelkernigen Flagellaten auf; gelegentlich der Rhizopodenforschungen stellte er fest, daß der von ihm früher als Leydenia gemmipara beschriebene Kommensale der Ascitesflüssigkeit der Menschen ein Entwicklungsstadium der Chlamydophrys ist. In seiner zweiten vorläufigen Mitteilung „Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida“ 1905 betont er, daß die von ihm nachuntersuchte Sp. ziemanni sehr weit von den typischen Spirochaeten entfernt ist und „nur vielleicht phylogenetische Beziehungen in fernsten Zeiten der Stammesgeschichte zu ihnen besaß“. In der letzten Zeit seines Aufenthaltes in Hamburg war er mit der Durcharbeitung des Halteridiumproblems beschäftigt und nahm von diesen Haemosporidien nunmehr an, daß das Studium dieser Formen für die eigentlichen frei im Serum schmarotzenden Trypanosomen nicht vorbildlich sein könne.

Groß ist die Zahl der Entdeckungen, die immer mit Schaudinns Namen verknüpft sein werden. Er gab die Erklärung für den Dimorphismus der Foraminiferen und entdeckte ihre eigenartige Kernvermehrung, beschrieb verschiedene Kernvermehrungsarten von Amoeben und Heliozoen, entdeckte den Zeugungskreis der Paramoeba Eilhardi, die Kopulation und Richtungskörperbildung von Actinophrys sol, den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi, sowie der Coccidien, ferner die Autogamie der Bakterien, die Entwicklung von Polystomella, Centropyxis, Chlamydophrys und Entamoeba, beschrieb den Generations- und Wirtwechsel bei Halteridium, lieferte die Erklärung für die Rezidive der Malaria, beobachtete das Einwandern der Sporozoiten in die Blutkörperchen, stellte die Lehre von den beiden Kerndimorphismen der Protistenzelle auf und entdeckte den Erreger der Syphilis. Die Entdeckung des Syphiliserregers, auf die er übrigens bezeichnender Weise einen geringern Wert legte, als auf die ihn als Forscher scharf charakterisierenden, entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten, hätte allein genügt, seinen Namen für alle Zeiten in den biologischen Wissenschaften unsterblich zu machen.

Die meisten der oben in nicht erschöpfender Weise aufgezählten Entdeckungen und Beobachtungen sind mehrfach nachgeprüft und bestätigt worden. Nur wenige seiner Angaben haben eine Berichtigung erfahren; die Kopulation von Actinophrys sol stellte sich in der Folge als Autogamie heraus, auch hat Keysselitz bei dieser Form den bereits früher vermuteten zweiten Richtungskörper entdeckt. Für Trichosphaerium stellte Parisi (Bollettino d. Musei d. Zoologia Univ. Torino XXIV) fest, daß die peripheren Stäbchen nicht aus Magnesiumkarbonat

sondern Calciumkarbonat bestehen. Schaudinns Auffassung über den Bau der Bakterien und Spirochaeten steht noch im Mittelpunkt der Diskussionen. Die Halteridiumarbeit ist in der letzten Zeit von einigen Seiten angegriffen worden. Wenn auch bei einer zytologischen Nachuntersuchung manche Punkte der vorläufigen Mitteilung sich nicht aufrecht erhalten lassen dürften, so steht doch heute sicher fest, daß der Hauptkern der Arbeit, nämlich die Beziehung der intrazellulären Parasiten zu freien Flagellatenformen richtig ist. Diese Angaben haben in der Zwischenzeit durch die Untersuchungen von M. Mayer eine zwingende und einwandfreie Bestätigung erfahren.

Von neuen Organismen, die genauer beschrieben worden sind, hat Schaudinn folgende entdeckt: Myxotheca arenilega n. g. n. sp., Haleremita cumulans n. g. n. sp., Camptonema nutans n. g. n. sp., Paramoeba eilhardi n. sp., Leydenia gemmipara n. g. n. sp. (ist nach Schaudinn nur ein Entwicklungsstadium der Chlamydophrys), Balantidium minutum n. sp., Nyctotherus faba, Bacillus bütschlii n. sp., Bacillus sporonema n. sp., Cyclospora cariolytica n. sp. (Spirochaeta) Treponema pallidum n. sp., Spirochaeta refringens n. sp., schließlich beschrieb er die pathogene Entamoeba histolytica, die er von der nicht pathogenen Entamoeba unterschieden hatte. Über alle diese Entdeckungen legen die hier gesammelten Schriften Schaudinns Rechenschaft ab.

Durch seine Stellung am kaiserlichen Gesundheitsamte in Berlin war er genötigt, auch rein praktischen Fragen seine Aufmerksamkeit zuzuwenden und man muß über die Tatkraft und das Geschick des Mannes, der neben rein theoretischen Problemen praktische Fragen mit eben demselben Erfolg bearbeiten konnte, staunen. Er leitete die Malariasanierungsarbeiten in St. Michele di Leme, einem Dorfe an dem fjordartigen Kanal Leme in Istrien, mit gutem Erfolge und studierte bei dieser Gelegenheit die Malariaepidemiologie und Mückenbiologie, gelegentlich seiner Amoebenstudien beschäftigte er sich mit der Pathologie der Amoebendysenterie und dem Verhältnis dieser zu der bazillären Ruhr, schließlich konnte er die bekannten Befunde von Looss bezüglich der Einwanderung des Ankylostoma einwandsfrei bestätigen und beteiligte sich mit Erfolg an der Sanierung der wurmverseuchten Gebiete in den deutschen Bergwerken. Es sei hier noch der mustergültigen Ausarbeitung einer Denkschrift zur biologischen Abwasseruntersuchung der deutschen Ströme, sowie der Bekämpfung der Barbenseuche im Moselgebiete gedacht.

Schaudinns Forschungsmethode gehört zunächt jener Richtung an, die man als die entwicklungsgeschichtlich-morphologische bezeichnet. Ihm schwebte als letztes Ziel die Begründung einer Phylogenie auf biologischer Grundlage im wahrsten Sinne des Wortes vor. Es war für Schaudinn daher keine rein äußerliche Freude, als Häckel ihm als Zeichen der Anerkennung seiner Bestrebungen zur Zeit der Begründung des Protistenarchivs seine Werke widmete. —

In letzter Zeit wandte sich Schaudinn aber immer mehr physiologischen Problemen zu, verfolgte mit steigendem Interesse die raschen Fortschritte der Entwicklungsphysiologie und Immunitätslehre und besprach oft die Fragen des reinen hauptsächlich von Driesch vertretenen Vitalismus.

In welcher Weise er biologisch-physiologische Beobachtungen anstellen konnte, davon legt seine Coccidienarbeit, die Untersuchung über die Entwicklung von Trichosphaerium, vor allem aber das Kapitel über Mückenbiologie in seiner grundlegenden Halteridiumarbeit Zeugnis ab. Aus seiner Feder stammt auch eine Arbeit über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf Protozoen.

Schaudinn gründete unter den oben angedeuteten Gesichtspunkten auch das Archiv für Protistenkunde, das ein Zentralorgan für phylogenistisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Protisten im weitesten Sinne des Wortes werden sollte, an denen nicht bloß die Zoologen, sondern alle Mikrobiologen, wie Botaniker, Bakteriologen, Gährungsphysiologen usw. teilnehmen. Er gab sich der Hoffnung hin, auf diese Weise die im Laufe der Zeit verloren gegangenen Beziehungen dieser Wissenschaften untereinander durch die Protistologie wiederum zu gewinnen und die in allen möglichen, oft schwer erhältlichen Publikationsorganen zerstreuten Veröffentlichungen unter einen großen Gesichtspunkt zu sammeln. Als Schaudinn bereits an sein Krankenlager gefesselt war, ging eine seiner Lieblingsideen, für die er lebhaft agitiert hatte, in Erfüllung: in Berlin fand vom 7. bis 9. Juni 1906 die erste Sitzung der freien Vereinigung für Mikrobiologie statt, in der zum erstenmal Mediziner und Zoologen die sie interessierenden Probleme gemeinsam besprachen. — Schaudinn war auch ein glänzender Techniker, und oft muß man beim Durchlesen seiner entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten seine Findigkeit bewundern, mit der er im Laufe der Untersuchung sich herausstellende Schwierigkeiten zu umgehen wußte und die alten bekannten Methoden beständig verbesserte. Er betonte gegenüber der in der Bakteriologie allgemein üblichen trockenen Ausstrichmethode die Notwendigkeit der Untersuchung der auf „nassem Wege“ fixierten Präparate und bediente sich nebenher stets — selbst bei seinen Malaria- und Halteridiumarbeiten — dieser für feinere entwicklungsgeschichtliche Arbeiten unentbehrlichen Methode. Nach seinen Angaben wurden die ersten Mikroaquarien hergestellt und das für die Fixierung von Amoeben-Rhizopoden usw. nach ihm benannte Sublimatalkoholgemisch hat sich rasch in die Fixierungstechnik eingebürgert.

Stets forderte er die in der letzten Zeit vielfach vernachlässigte Untersuchung des lebenden Objektes und bezüglich der Studien des Protistenkernes wies er wiederholt mit Nachdruck darauf hin, daß wir für das Chromatin und Plastin keine chemisch-physikalisch sicheren Erkennungsmerkmale besitzen und daß uns zuletzt immer nur der entwicklungsgeschichtlich-morphologische Weg offen bleibt. „Es ist nach dem Stande unserer Kenntnisse nicht angängig, nur auf Grund sogenannter färberischer Reaktionen chromatinähnlich sich färbende Gebilde im Plasma ohne weiteres als Kernsubstanzen anzusprechen. Die Färbung kann nur, kombiniert mit der Beobachtung des lebenden Objektes als leitendes Hilfsmittel dienen für die Verfolgung der Entwicklung derartiger diffusser Kernsubstanzen.“ — „Man kann als Kernsubstanzen nur solche Gebilde im Plasma ansprechen, deren Entstehung aus morphologisch differenzierten Zellkernen oder deren Umbildung zu solchen festgestellt ist.“

Die großen wissenschaftlichen Erfolge Schaudinns waren aber nicht Ergebnisse dieser oder jener gerade neuen Methode, sondern sie entsprangen seiner wissenschaftlichen Intuition und dem fein differenzierten Forscherinstinkt. So war die Treponemaentdeckung nicht etwa eine Folge der Giemsamethode (Schaudinn entdeckte die Treponema zuerst im nativen Präparat) oder der in der letzten Zeit so vervollkommneten mikroskopischen Technik, sie war vielmehr der letzte Schlußstein in dem Bau seiner Haemosporidienuntersuchungen, die er mit einer beispiellosen, fast fieberhaften Energie in Rovigno betrieben hatte. In dem schönen botanischen Garten in Rovigno setzte er einmal an einem Abend beständig zwischen den Beeten umhergehend seine Trypanosomenuntersuchungen auseinander und besprach die Möglichkeit von an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Entwicklungsformen dieser merkwürdigen Mikroorganismen. Bereits damals sprach er die Vermutung aus, daß bei der Syphilis und beim Gelbfieber minutiöse Spirochaetenformen vorkommen müssen, während die Erreger der exanthematischen Krankheiten wahrscheinlich einer anderen Gruppe zugehören werden. Bereits in Rovigno untersuchte er

mit Prof. Kraus Luesausstriche — allerdings mit negativem Erfolge, weil diese zumeist Blutausstriche von sekundären und tertiären Formen waren. Mit Prof. Kraus untersuchte er ferner auch Ammonshornausstriche von lyssakranken Hunden und beobachtete die von Babes kürzlich beschriebenen Körperchen.

Dieser Mann, der erfolgreich als Jäger und Sammler, eine Expedition in die nordischen Länder seiner Sehnsucht unternahm, der den geheimnisvollsten Entwicklungen der kleinsten Lebewesen nachforschte, den Lueserreger entdeckte, praktisch tückische Krankheiten bekämpfte, den Problemen des Lebens und der Sexualität nachgrübelte, hatte Sturm im Kopfe und Sonne im Herzen — er war schlicht und von gütiger Natur wie alle Großen. Mit diesen teilte er den starken Glauben an die Kraft des Willens. „Was du willst, das kannst du“, das war der sonnige, schmetternde Ruf, der seine Taten begleitete. Nur manchesmal und gerade in seinen glücklichsten Stunden mahnte eine verschleierte Stimme in seinem Inneren an das Tragische im Geschick eines jeden Menschen — dann war es, als ob ein Schleier sich über seine klaren Augen senken würde — wie ein Wolkenschatten huschte es über sein offenes, männliches Antlitz.

Als Schaffender besaß er große Achtung vor jedem Werk und war bemüht, ihm gerecht zu werden. Schaudinn war musikalisch und liebte Grieg und Beethoven. Eines Abends spielte er Grieg, ich kam in das Zimmer und fand ihn auffallend blaß, auf die Frage, ob er krank wäre, schlug er die Tasten an und sagte: „Hören Sie — — — aber das herauszubringen, so wie er es empfand — ich kann ihm nicht gerecht werden und so spiele ich lieber nicht —“. Der Grundzug seines Charakters war eine Mischung von weicher, tiefer Herzensgüte und leidenschaftlicher Kraft des bedeutenden Menschen, die hinaus- und aufwärtsdrängt; eine sonnige Schlichtheit, wahrhaftig bis auf den Grund der Seele, die seine Freunde immer an ihn fesselte und selbst seinen Feinden eine Achtung abgewinnen mußte. Seine Arbeiten beherrschte ein Intellekt, der alle Situationen rasch und klar erfaßte und seinem Gemütsleben wohnte ein Drang inne, seine Kräfte auszuleben, sie der intellektuellen Welt zu übertragen und so eilte sein Geist von einem Problem zum anderen, von Enttäuschungen zu neuen Erfolgen bis eine tückische Krankheit diesem kurzen, aber schönen Leben ein jähes Ende setzte.

Prowazek.

Verzeichnis der von Fritz Schaudinn veröffentlichten Arbeiten.

1. 1893. Myxotheca arenilega, n. g. n. sp., ein neuer mariner Rhizopode. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57, S. 18—31.

2. 1894. Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 161—166.

3. — Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus (Gromia dujardinii Schultze). Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin. S. 14—22.

4. — Desgl. Naturwiss. Wochenschr. Bd. 9, S. 169.

5. — Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba cristalligera Gruber. Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. S. 1029 - 1036.

6. — Über Haleremita cumulans, n. g. n. sp., ein neuer mariner Hydroidpolyp. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin. S. 226—234.

7. — Ein Mikroaquarium, welches auch zur Paraffin-Einbettung für kleine Objekte benutzt werden kann. Zeitschr. f. wiss. Mikroskop. u. mikr. Technik. Bd. 11, S. 326—329.

8. — Camptonema nutans n. g. n. sp., ein neuer mariner Rhizopode. Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. LII. S. 1227—1286.

9. 1895. Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 59, S. 192—232. Inaug.-Diss., Berlin.

10. — Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin. S. 87—97.

11. — Verzeichnis der während des Sommers 1894 aus dem Pudde, By- und Hjeltefjord bei Bergen gesammelten Foraminiferen. Bergens Mus. Aarborg 1894—1895, Nr. IX, S. 1—8.

12. — Über Teilung von Amoeba binucleata Gruber. Sitzber. d. Ges. d. naturf. Freunde, Berlin. S. 130—148.

13. — Über Plastogamie bei Foraminiferen. Ebenda S. 179—190.

14. 1896. Heliozoa. Das Tierreich, Berlin 1896. R. Friedländer. 1. Lief., S. 5—26.

15. — Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wi s. Berlin. S. 31—41.

16. — Über die Kopulation von Actinophrys sol. Ehrbg. Ebenda Bd. V, S. 83—89.

17. — Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. deutsch. Zool. Ges., Bonn. S. 113—130.

18. — Leydenia gemmipara n. g. n. sp., Leyden, E. v., u. Schaudinn, Leydenia gemmipara Schaudinn, ein neuer, in der Ascites-Flüssigkeit des lebenden Menschen gefundener amöbenähnlicher Rhizopode. Sitzber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin. XXXIX. S. 951—963.

19. 1897. Schaudinn, F. u. M. Siedlecki, Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Kiel. S. 192—203.

20. — Schaudinn, Rhizopoda Ost-Afrikas in „Tierwelt Ost-Afrikas etc.“ Berlin 1897. S. 1—13, Taf. I.

21. 1899. Schaudinn, F. u. F. Römer, Vorläufiger Bericht über zoologische Untersuchungen im nördlichen Eismeer im Jahre 1898. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Hamburg. S. 227—247.

22. — Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin. S. 154—178.

23. — Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf Protozoen. Arch. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 29—43.

24. — Jakoby, M. u. F. Schaudinn, Über zwei neue Infusorien im Darm des Menschen. Zentralbl. f. Bakt. Bd. 25, S. 487—494.
25. 1899. Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. Zool. Zentralbl. Bd. 6, Nr. 22, S. 765—783.
26. — Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn. Arch. z. d. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin. S. 1—93.
27. 1900. Römer, F. u. F. Schaudinn, Fauna arctica: Einleitung, Plan des Werkes und Reisebericht. Fauna arctica, Jena, G. Fischer. Bd. 1, S. 1—84.
28. — Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. 13, S. 197—292.
29. 1901. Malaria. Wandtafel mit erläuterndem Text. Leuckart, Samml. Zool. Wandtafeln. Th. G. Fischer u. Co., Kassel. Ser. I. T. 102.
30. — Coccidien. Desgl. Ser. I. T. 103.
31. — Dimorphismus und Generationswechsel von Polystomella crispa L. (Org. Abb.) R. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Aufl. II. T. Protozoa, S. 208.
32. — Die Tardigraden. Fauna arctica. Jena, G. Fischer. Bd. 2, S. 185—196.
33. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. Bacillus bütschlii n. sp. Arch. f. Protistenkd. Bd. 1, S. 306—343.
34. — Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud. der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. a. d. Kaiserl. Ges.-Amt. Bd. 18, H. 3, S. 378—416.
35. — Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax (Grassi et Feletti) der Erreger des Tertianfiebers des Menschen. Ebenda. Bd. 19, H. 2, S. 169—250.
36. 1903. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. (Vorl. Mitt.) Ebenda Bd. 19, H. 3, S. 547—576.
37. — Anhangsbemerkung (Fußnote) über Kariolysus lacertae und dessen Überträger Ixodes ricinus. Arch. f. Protistenkd. Bd. 2, S. 339 - 340.
38. — Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. Bazillus sporonema n. sp. Ebenda S. 421—444.
39. — Antwort auf die Kritik von A. Meyer, Botanische Zeitung 1903.
40. 1904. Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. (Vorl. Mitt.) Arb. a. d. Kaiserl. Ges.-Amt. Bd. 20, H. 3.
41. — Change of generation and host in Trypanosoma and Spirochaete Journ. trop Med. v. 7. Nr. 11. S. 171—174.
42. — Über die Einwanderung der Ankylostomum-Larven von der Haut aus. (Vorl. Mitt.) Deutsche med. Wochenschr. Nr. 37, S. 1338—1339.
43. — Protozoenliteratur 1904, I.—III. Teil. Arch. f. Protistenkd. Bd. 4, S. 391—400; Bd. 5, S. 267—270 u. S. 370—385.
44. — Die Malaria in dem Dorfe St. Michele de Leme in Istrien und ein Versuch zu ihrer Bekämpfung. Arb. a. d. Kaiserl. Ges.-Amt. Bd. 21, H. 3.
45. 1905. Schaudinn, F. u. E. Hoffmann, Vorläufiger Bericht über das Vorkommen von Spirochäten in syphilitischen Krankheitsprodukten und bei Papillomen. Arb. a. d. Kaiserl. Ges.-Amt. Bd. 22, H. 2.
46. — Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Breslau. S. 16—35.
47. — Schaudinn, F. u. E. Hoffmann, Über Spirochätenbefunde im Lymphdrüsensaft Syphilitischer. Deutsch. med. Wochenschr. Nr. 18, S. 711—714.
48. — Schaudinn, F., Über Spirochäte pallida bei Syphilis und die Unterschiede dieser Form gegenüber andern Arten dieser Gattung. Demonstr. in d. Berl. med. Ges. 17. Mai 1895. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 22 u. 23, S. 694 u. 731.
49. — Protozoenliteratur 1904, IV. Teil; 1905, I.—II. Teil; Arch. f. Protistenkd. Bd. 6, S. 131—146 u. S. 334—350.
50. — Zur Kenntnis von Spirochäte pallida. (Vorl. Mitt.) Deutsch. med. Wochenschr. Nr. 42, S. 1665—1667.

Inhaltsverzeichnis.

Untersuchungen an Foraminiferen.

I. Calcituba polymorpha Roboz.

Mit Tafel I und II.

Einleitung.

In der ausgezeichneten Bearbeitung der Foraminiferen von Max Schultze [1]) wurden zum ersten Male die wichtigsten Organisationsverhältnisse dieser Protozoen in mustergültiger Weise dargestellt, und es ist bisher nicht gelungen, einen wesentlichen Irrtum in dem Werke dieses Forschers aufzufinden; vielmehr gilt der „Organismus der Polythalamien" noch heute als Grundlage unserer Kenntnisse von der Foraminiferenorganisation. Nur bezüglich der Fortpflanzung und der Kernverhältnisse mußte Max Schultze eine Lücke in seiner Bearbeitung lassen, die trotz der Bemühungen zahlreicher Forscher bisher noch nicht in genügender Weise ausgefüllt ist.

Obwohl es gewagt erscheint, mitten im Binnenlande die Organisation von Meeresorganismen, und im besonderen ihr Leben und ihre Fortpflanzung zu studieren, habe ich trotzdem auf den Rat meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. E. Schulze, die Untersuchung von Foraminiferen begonnen, in der Absicht, vielleicht einen kleinen Beitrag zur Ausfüllung der oben erwähnten Lücke zu liefern.

Wenn es mir gelungen ist, bei einigen Foraminiferen die Fortpflanzung und Entwicklung direkt zu beobachten, so verdanke ich dies vor allem dem Umstande, daß mir durch das hiesige Kgl. Zoologische Institut ein überaus reiches Material an lebenden und konservierten Tieren zur Verfügung gestellt wurde und in der liebenswürdigsten Weise jede Unterstützung bei meinen Untersuchungen gewährt wurde.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. E. Schulze bin ich nicht nur für die Überlassung dieser Hilfsmittel, sondern auch besonders für die mir im reichsten Maße erwiesene Anreguug und Belehrung zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Auch Herrn Prof. C. Heider und Herrn Dr. von Maehrenthal spreche ich für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse meinen herzlichsten Dank aus.

Hier in Berlin hatte ich Gelegenheit, die Fortpflanzung und die Kernverhältnisse bei Repräsentanten folgender Gattungen zu studieren: Gromia, Calcituba, Miliolina, Peneroplis,

[1]) M. Schultze, Der Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

Ammodiscus, Textularia, Discorbina, Planorbulina, Patellina, Polystomella. Hierüber liegt eine vorläufige Mitteilung vor[1].

Während des verflossenen Sommers war mir durch eine Unterstützung der kgl. preußischen Akademie der Wissenschaften die Möglichkeit geboten, mich längere Zeit an der Meeresküste aufzuhalten und habe ich zu Bergen in Norwegen meine Untersuchungen hauptsächlich auf die sandschaligen Foraminiferen ausgedehnt. Meine sämtlichen Resultate hoffe ich zu einer monographischen Darstellung der Foraminiferenorganisation vervollständigen zu können; doch da hierzu längere Zeit gehört, werde ich die auf Fortpflanzung, Kernverhältnisse und Dimorphismus bezüglichen Resultate in einer Reihe kürzerer Abhandlungen schon vorher veröffentlichen. Die vorliegende erste dieser Abhandlungen, Calcituba polymorpha Roboz wurde schon vor einem Jahre vollendet und als Dissertation von mir benutzt[2]; die Veröffentlichung der mit Tafeln versehenen Untersuchung habe ich absichtlich so lange hinausgeschoben, weil ich hoffte, am Meere noch einmal das Leben der Calcituba studieren zu können. Leider war dies nicht möglich, weil ich nicht, wie ursprünglich beabsichtigt, an das Mittelmeer, in dem Calcituba lebt, sondern nach der nordischen Küste ging.

Die Lebensgeschichte und Organisation von Calcituba polymorpha Roboz.

Material.

Calcituba polymorpha wurde aus Aquarien des Grazer zoologischen Instituts im Jahre 1883 durch Zoltán v. Roboz[3]) beschrieben und konnte die Identität meines Materials mit den damals beschriebenen Organismen um so leichter konstatiert werden, als Herr Geheimrat Prof. Dr. Schulze, der damals Leiter des Zoologischen Instituts in Graz war, mir Originalpräparate aus seinem Privatbesitz zum Vergleich freundlichst zur Verfügung stellte. Dieser Rhizopode wurde immer, sowohl in Graz, wie hier in Berlin, in Aquarien gefunden, die mit Wasser und Schlamm aus der Adria gespeist waren. Die hiesigen Aquarien, die mir zur Verfügung standen, hatten ihre Füllung ausschließlich durch die zoologische Station in Rovigno erhalten und kann ich daher als Herkunftsort meiner Exemplare die Adria bei Rovigno angeben. Überdies habe ich bei jeder Sendung lebender Foraminiferen aus Rovigno einige Calcitubaschalen auf den beigegebenen Ulven gefunden. Das Vorkommen der Tiere ist, wie es scheint, an größere Algen geknüpft, wie Ulven oder flächenhaft ausgebreitete Filzwerke von Fadenalgen. Meine Kulturen gediehen am besten in einem Glase, dessen Wände mit einem dichten, zusammenhängenden Filzwerk von Fadenalgen aus der Gruppe der Siphoneen bedeckt waren. Diese Algen sind durch Entwicklung eines intensiven Veilchengeruches ausgezeichnet, der bei lebhafter Assimilation, an der Sonne, am stärksten ist. Zwischen der Glaswand und diesem Algengeflecht, auf letzterem festsitzend, gediehen die Calcituben ausgezeichnet und vermehrten sich stark, so daß ich während der ganzen Dauer meiner Untersuchung über reiches Material verfügte.

---

[1]) F. Schaudinn, Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Biolog. Zentralblatt. Bd. XIV. Nr. 4. 1894.

[2]) F. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz. Inaug.-Dissertation. Berlin 1894.

[3]) Z. v. Roboz, Calcituba polymorpha n. g. n. sp. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. I. Abt. Juli-Heft. 1883.

Die Beobachtungen über das Leben, Wachstum und die Fortpflanzung wurden nur ermöglicht durch Anwendung des von F. E. Schulze konstruierten Horizontalmikroskops, auf dessen große Bedeutung für die Protozoenuntersuchung ich schon früher hingewiesen habe[1]).

Die Fixierung der Tiere zum Zweck der genaueren Untersuchung ihrer Organisation erfolgte mit 1%iger Osmiumsäure oder mit einer Mischung von wässeriger Sublimatlösung mit absolutem Alkohol im Verhältnis 1:2. Diese beiden Mittel sind die einzigen, welche sich nach langem vergeblichen Suchen als geeignet erwiesen haben. Die Entkalkung der Schale wurde mit schwach salzsaurem 63%igen Alkohol bewirkt. Als vorzüglichste Kernfärbemittel haben sich Grenachers Boraxkarmin und Hämatoxylin gezeigt; ersteres für Totalpräparate, letzteres für Schnittfärbung. Die Objekte wurden 24 Stunden im Wärmeofen in der Farbe belassen und dann mit salzsaurem Alkohol ausgezogen, bis die Kerne genügend differenziert waren. Als Einbettungsmittel wurde Kanadabalsam, in Xylol gelöst, und für einige, der mit Hämatoxylin gefärbten Schnittserien, essigsaures Kali gewählt. Die Einbettung der Objekte zum Schneiden geschah in Paraffin.

Die Untersuchung der feineren Bauverhältnisse des Plasmas, der Schale und der Kerne erfolgte mit den besten optischen Hilfsmitteln, den homog. apochromat. Objektiven 2 mm Brw. Ap. 1,30 und den Kompensationsocularen 4, 6, 8, 12 von Zeiß. Zur Beleuchtung wurde ein vertikal verstellbarer Abbescher Beleuchtungsapparat mit Irisblende benutzt.

Biologisches, Wachstum und Fortpflanzung.

Calcituba ist eine festsitzende kalkschalige gekammerte Foraminifere, deren Hauptcharakter im Gegensatz zu den meisten übrigen Polythalamien, das Fehlen einer konstanten Schalenform ist. Die durch unvollständige Scheidewände getrennten Kammern stellen Röhren dar, die nicht nur in Größe und Gestalt sehr variieren, sondern auch in der verschiedensten Weise aneinander geordnet sind. Die Kammerwände sind imperforiert, und es kommuniziert der Weichkörper nur durch einfache, große Öffnungen an den Enden der Röhren mit der Außenwelt.

Als ich das oben beschriebene Gefäß erhielt, fanden sich nur unten, in der Nähe des Bodens, eine Anzahl lebender Individuen. Die Stelle, auf der sie saßen, war in einer unregelmäßig kreisförmigen Fläche von Algen ganz gesäubert: der Durchmesser dieser Stelle betrug ungefähr 2 cm. In der Mitte des Kreises, auf der nackten Glaswand saßen nur wenig Exemplare, um so dichter waren sie aber auf der Peripherie gedrängt, wo sie zum größten Teil auf den Algen befestigt waren. Die Einzeltiere schienen in diesem dichten Kranz eine bestimmte Anordnung zu haben, wenigstens lagen sehr viele gerade, wie verästelte, in der Richtung der Radien des Kreises. Die Gestalt der einzelnen Individuen war sehr verschieden, kugel-, birn-, röhrenförmig, verästelt, ganz unregelmäßig durcheinander geknäuelt, kurz man konnte sicher sein, unter zehn Tieren auch nicht ein Paar gleich gestaltete zu finden. Bezüglich der äußeren Morphologie der Schale verweise ich auf die Arbeit von Zoltán von Roboz, in der dieser Gegenstand ziemlich eingehend behandelt wird.

Das Plasma, welches die Kammern oft nicht ganz erfüllt, ist intensiv rotbraun gefärbt und schimmert daher auch bei auffallendem Licht durch die nur dünne Kalkschale durch. Die leeren Stellen erscheinen, wohl weil der Kalk kristallinisch ist, schön azurblau, und es gewähren die rot, blau und weiß schimmernden, zierlichen Röhren auf dem grünen Untergrunde im Spiel der Sonne einen wundervollen Anblick.

[1]) F. Schaudinn, Myxotheca arenilega n. g. n. sp. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LVII, 1. Heft. 1893.

Bei der Untersuchung mit dem Horizontalmikroskop zeigte es sich, daß aus den großen Mündungen der Schale an vielen Stellen Pseudopodien ausgesandt wurden. Meistens ist ein Teil des Plasmas vor die Öffnung in Gestalt eines Klumpens herausgeflossen und von ihm strahlen dann erst die sehr zahlreichen, feinen Pseudopodien aus, die sich in nichts von denjenigen der anderen Foraminiferen unterscheiden. Die Körnchenströmung ist lebhaft, auch die Neigung zur Anastomosenbildung in hohem Grade vorhanden. Die größte beobachtete Länge der Pseudopodien betrug ungefähr 2 cm, gewöhnlich sind sie jedoch sehr kurz, was natürlich von der Nähe der Nahrungsstoffe abhängt, da sie nur zum Herbeischaffen derselben und nicht zur Lokomotion dienen. Niemals habe ich bemerkt, daß Algenfäden in das Innere der Schale gezogen wurden, obwohl es bei der großen Weite der Mündung mit Leichtigkeit hätte geschehen können. Vielmehr zogen die Pseudopodien die Nahrungsstoffe aus der Umgebung in den vor der Öffnung liegenden Plasmahaufen, der nicht nur diese herzugetragene Nahrung, sondern auch seine Unterlage verdaut; und so gründlich geschieht dies, daß auch nicht eine Spur des an manchen Stellen 1 bis $1^1/_2$ mm dicken Algenfilzes übrig bleibt. In der Nähe der Mündung finden sich dann meistens noch spärliche Reste der Mahlzeit, in Form von Zellulosefetzen und die Exkrete, jene scharf konturierten Körner, die als Inhaltsgebilde des Rhizopodenplasmas schon so häufig beschrieben sind.

Bei reichlicher Nahrung wird der Plasmaklumpen vor der Mündung allmählich größer und rückt überdies, um neue Nahrung zu gewinnen, vor. An seinem hinteren Teil, wo er an die Schalenöffnung grenzt, wird immer neue Schalensubstanz — Kalk mit chitinöser Grundlage — abgesondert. Daß diese Kalkschale sich der Gestalt des Plasmaklumpens anschmiegt, ist selbstverständlich und da der letztere die mannigfaltigsten Formen annehmen kann, ist dadurch die Fülle der verschiedenen Schalengestalten bedingt.

Doch nicht fortwährend nehmen die Tiere Nahrung auf und bilden neue Substanz; es finden auch Ruhepausen statt, die oft ganz beträchtliche Zeit dauern können; so habe ich Individuen beobachtet, die eine ganze Woche keine Pseudopodien aussandten, dann aber wieder Nahrung aufnahmen. Während dieser Ruhestadien ist der oben beschriebene Plasmaklumpen samt den Pseudopodien mehr oder minder tief in die Schale zurückgezogen. Häufig wird eine dünne, chitinöse Schicht, die sich durch scharfe Konturen und gelbe Farbe vom Plasma abhebt, an der freien Oberfläche des zurückgezogenen Plasmas als eine Art von Deckel abgeschieden. Wenn dann wieder Pseudopodien ausgesandt werden, so wird das Häutchen in der Mitte, wo es am dünnsten ist, durchbrochen und es beginnt das Wachstum und damit die Schalenbildung von neuem. Mit der Bildung dieses Häutchens ist gleichzeitig die Entstehung der Kammerscheidewände einfachster Art erklärt (Fig. 5, 6). Die freien Ränder derartiger Scheidewände zeugen meist noch durch ihre unregelmäßigen, zerrissenen Konturen von dem gewaltsamen Durchbruch der Pseudopodien (Fig. 6). — In anderen Fällen kann man beobachten, daß im Ruhestadium das Plasma an der Mündung sich kalottenförmig abrundet. Von dem Rand der Mündung aus wird dann auf der Oberfläche noch etwas Schalensubstanz abgeschieden, die nach der Mitte der Mündung zu allmählich dünner wird, bis im Zentrum nur noch die sogenannte chitinöse Schalenbasis übrig bleibt.

Beim Ausfließen des Plasmas wird das Häutchen in der Mitte zerstört und es entsteht eine stark verengte Mündung mit scharfem Rande. Der die neue Kammer bildende Plasmaklumpen besitzt einen größeren Durchmesser als die verengte Mündung der alten. Daher erscheint dann die auf diese Art entstandene Kammerscheidewand (Fig. 7) als tiefe Einschnürung der Schale. Und wenn das Plasma nach hinten über die Wand der alten Kammer zurückfließt

und dann die neue bildet, so macht es den Eindruck, als ob in die letztere die Spitze der alten Kammer hineingesteckt wäre (Fig. 8). Die Scheidewände stehen in diesem Fall schräg nach vorn auf den Kammerwänden. Die Stärke des Wachstums und damit der Kalkabsonderung wechselt, wahrscheinlich nach der Art und dem Reichtum der Nahrung. Doch habe ich durchschnittlich als Bildungszeit einer Kammer von mittlerer Größe drei Tage gefunden.

Schon beim Beginn meiner Beobachtungen waren mir auf dem Algenflechtwerk große, nackte Klumpen roten Plasmas aufgefallen, doch konnte ich dieselben nicht mit Calcituba in Zusammenhang bringen, da sie gar nicht in der Nähe derselben saßen und häufig sehr groß waren (Fig. 3). Vielmehr glaubte ich einen neuen Rhizopoden vor mir zu haben, da diese Organismen zahlreiche Pseudopodien aussandten und ziemlich lebhaft auf den Algen umherkrochen.

Durch andere Arbeiten verhindert, mußte ich die kontinuierliche Beobachtung der Calcituba eine kurze Zeit unterbrechen. Als ich dann wieder nachsah, war 5 cm von dem alten Calcitubakranz ein neuer Herd oder vielmehr, wie es sich herausstellte, ein einziges großes Individuum entstanden (Fig. 17). Die Algenlage war unversehrt und auf ihr saß die sehr große Calcituba mit vielen Kammern, die alle von einem Mittelpunkt ausgingen. Bei näherer Untersuchung erkannte ich, daß im Zentrum eine mehrfach verästelte Kammer von enormer Größe lag und von ihr gingen nach allen Seiten die ebenfalls vielfach meist dichotomisch verästelten Kalkröhren aus. Die Größe der zentralen Kammer und ihre Entfernung vom alten Kranz ließ nun die Vermutung aufkommen, daß die vorhin beschriebenen, rotbraunen Plasmamassen in irgendeiner Beziehung zu dem ganzen Vorgang stehen müßten; denn daß eins der beschalten Individuen so weit gewandert sei, war schwer denkbar, da ich niemals eine Bewegung an ihnen bemerkt hatte. Ich wandte daher meine ganze Aufmerksamkeit den Plasmodien zu und hatte auch bald die Freude, ein sternförmiges Individuum aus ihnen entstehen zu sehen. Um ganz sicher zu sein, isolierte ich mehrere Plasmaklumpen, indem ich sie auf Fetzen des Algenfilzes legte und diese in flache Schalen mit Meerwasser verteilte. Auch hier fingen einige der Plasmodien nach kurzer Zeit an, Schalensubstanz an der Oberfläche abzuscheiden. Bei auffallendem Licht erscheint das Tier dann mit einem feinen, weißen Niederschlag bedeckt; der Kalk wird also in Form feiner Körnchen ausgeschieden; ob zuerst diese Körnchen oder das organische Häutchen abgeschieden wird, konnte ich nicht ermitteln, da das letztere erst, wenn es eine gewisse Dicke erreicht hat, scharf vom Plasma zu unterscheiden ist, während der Kalkbelag auch in feinster Verteilung bei auffallendem Licht auf dem dunkelrotbraunen Grunde zu erkennen ist (cf. hierüber den Abschnitt über die feinere Struktur der Schale). Die erste Abscheidung der Schale erfolgt in einem Ruhestadium, d. h. wenn keine Pseudopodien ausgesandt werden. Vor dem Beginn der Schalenbildung sind die Gestaltveränderungen des Plasmodiums, wie es sich bei einem nackten Plasmaklumpen denken läßt, sehr mannigfaltig, und kann man die abenteuerlichsten Formen beobachten.

Nachdem das Plasmodium eine Zeit lang umhergewandert ist, zieht es seine Pseudopodien ein, rundet sich ab und es beginnt die Schalenabscheidung. Die kleinsten Plasmodien nehmen Kugelgestalt an, größere haben bruchsackartige Ausstülpungen, kurz es herrscht auch hier die größte Mannigfaltigkeit. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß die aus kleinen, kugeligen Plasmodien entstehenden Zentralkammern nicht selten in ihren jüngsten Entwicklungsstadien die Spuren eines spiraligen Wachstums zeigen. Nachdem sich nämlich die Oberfläche der Kugel mit Schalensubstanz bedeckt hat, bricht an einer Stelle das Plasma diese Bedeckung durch, fließt heraus und lagert sich in Form eines rundlichen Stranges auf die Oberfläche der Kugel (Fig. 4); derartige Stadien besitzen eine auffallende Ähnlichkeit mit jungen, zweikammerigen

Milioliden, wie sie Max Schultze (15, Taf. VI, Fig. 2) abbildet. Ich kann daher von Roboz vollkommen beistimmen, wenn er Calcituba auf Grund der Schalenmorphologie in die Abteilung der Milioliden stellt. Es dürften die nächsten Verwandten wohl in der Gattung Nubecularia zu finden sein. Von den bekannten Arten dieser Gattung zeigt Nubecularia tibia P. u. J. in der Kammerung und Art des Wachstums am meisten Ähnlichkeit mit Calcituba (cf. 1, Taf. 1).

Mehrmals habe ich gefunden, daß die den Algen aufliegende Fläche des Plasmodiums keinen Kalk abschied; und dieses große Loch in der Schale blieb bestehen, bis die ganze Unterlage verzehrt war. In manchen Fällen dauert es überhaupt sehr lange, bis die Schalenbildung beginnt; ja sie kann ganz unterbleiben. Ich besitze ein Plasmodium, welches vor 3 Monaten isoliert wurde, und noch immer nackt ist. Am Anfang wurde hier und da auf der Oberfläche an Stellen, wo gerade keine Pseudopodien gebildet wurden, eine dünne, kontinuierliche Schalenschicht gebildet; aber am folgenden Tage hatten die Pseudopodien wieder das Häutchen zerstört. Dann hörte die Abscheidung ganz auf und das Tier fraß sich allmählich tief in ein dickes Algenpolster hinein, das seine Unterlage bildete. Die Lebensfähigkeit des Organismus hat bisher noch nicht gelitten, vielmehr hat er beträchtlich an Größe zugenommen und seine Höhle bedeutend vertieft und erweitert. An den Rändern des Lochs sind reichliche Mengen von Cellulosresten und Exkretkörnern angehäuft. Das dieses Plasmodium wirklich zu Calcituba gehört und nicht etwa ein fremder Eindringling ist, hat sich bei der Konservierung und Färbung desselben gezeigt, die dreiviertel Jahre, nachdem das Obige niedergeschrieben war, erfolgte. Es unterscheidet sich in nichts von den übrigen Plasmodien, die sich in beschalte Tiere umwandelten. Der Grund für das Nacktbleiben dieses Plasmodiums ist wohl in Kalkmangel zu suchen, wofür auch der Umstand spricht, daß anfangs Spuren einer Schalenbildung sich zeigten.

Der Umstand, daß ein Jugendstadium einer Foraminifere so lange Zeit als selbständiger Organismus lebt, legt den Gedanken nahe, daß manche zweifelhaften oder wenig bekannten marinen Rhizopoden sich bei anhaltender Beobachtung ihres Lebens nur als Entwicklungsstadien anderer schon bekannter Formen ausweisen werden. Für die von mir beschriebene Myxotheca[1]) habe ich diese Möglichkeit in einem Zusatz zu der betreffenden Mitteilung ausgesprochen. In der Tat besitzt Myxotheca in der Mannigfaltigkeit der Gestaltung und der Variabilität der Schalenbildung genug Vergleichspunkte mit unserem Plasmodium, um die Anschauung, daß erstere nur ein Entwicklungsstadium einer Foraminifere ist, nicht unmöglich erscheinen zu lassen. Unter diesen Gesichtspunkten gewinnt folgende Beobachtung, die ich einmal an einem Calcitubaplasmodium machen konnte, besonderes Interesse. Dasselbe war sehr groß und hatte sich in die Länge gestreckt, so daß seine Gestalt am besten wurstförmig genannt werden konnte. An den beiden Enden wurden zahlreiche Pseudopodien ausgesandt, die sich ganz allmählich in entgegengesetzter Richtung ausbreiteten. Durch diesen Zug der Pseudopodien wurde der Körper in der Mitte immer dünner; das Plasma floß nach den beiden entgegengesetzt liegenden Ernährungszentren hin. Schließlich riß der dünne Verbindungsstrang in der Mitte durch und die beiden durch Teilung entstandenen Plasmodien entfernten sich immer mehr von einander (Fig. 11—16). Ich bin fest davon überzeugt, daß jeder Zoologe, der einen solchen Organismus etwa aus Grundproben erhält und seine Fortpflanzung durch Teilung beobachtet, daraufhin eine neue Art begründen wird. Dieses Beispiel zeigt deutlich, wie schwierig bei so niederen Organismen die Abgrenzung einer Spezies ist, wenn man nicht ihren ganzen Zeugungskreis kennt. Ich will noch erwähnen, daß ich mehrmals mit dem Messer Plasmodien in zwei Teile schnitt, oder daß beim

[1]) F. Schaudinn, Myxotheca arenilega n. g. n. sp. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. LVII, 1. Heft. 1893.

Herausholen mit dem Glasrohr große Plasmodien in mehrere Stücke zerfielen. Alle größeren, kernhaltigen Teilstücke entwickelten sich ebenso, wie die ganzen, unversehrten Plasmodien zu Calcituben.

So viel über die Plasmodien selbst; nun galt es noch, ihre Herkunft zu ermitteln. Dies wollte mir lange Zeit nicht glücken, obwohl ich überall und besonders zahlreich auf dem ganz von Algen befreiten Boden des Gefäßes die schon mit bloßem Auge sichtbaren Gebilde fand. Endlich, nachdem ich das Horizontalmikroskop schon eine ganze Woche auf ein besonders großes beschaltes Individuum in der Mitte des zu Anfang beschriebenen Kranzes eingestellt hatte, gelang es mir den Vorgang direkt zu beobachten. Aus einer der großen Mündungen floß fast sämtliches Protoplasma, bis auf einen kleinen kugelig zusammengeballten Teil in einer der hintersten Kammern heraus, und zwar geschah dies unter lebhafter Pseudopodienbildung. Es hatte der ganze Vorgang eine große Ähnlichkeit mit der gewöhnlichen Art der Nahrungsaufnahme, nur daß der Plasmahaufen vor der Mündung hier immer größer wurde und die Pseudopodien sich immer weiter ausdehnten. Das Herausfließen ging sehr langsam vor sich, es dauerte ungefähr zwei Stunden. Am anderen Tage hatte sich der Klumpen schon einige Zentimeter weit entfernt, den Kranz seiner Artgenossen überschritten und wanderte, bevor er sich festsetzte, mehrere Tage ruhelos, wenn auch sehr langsam, auf dem Algenbelag umher.

Als sich später die Calcituben reich vermehrt hatten, konnte ich den Vorgang der Plasmodienbildung noch mehrmals beobachten, doch niemals bei Kammern, die auf Algen befestigt waren, sondern stets bei isoliert an der Glaswand sitzenden oder abgefallenen, am Boden liegenden Tieren. Letztere wurden auch in anderen Gefäßen isoliert, doch habe ich das Auswandern des Plasmas nur bei Tieren gesehen, die ich ohne Nahrung ließ. Wenn ich sie auf Algen legte, blieben sie längere Zeit ruhig liegen, ohne Pseudopodien auszusenden, doch nach drei bis vier Tagen fraßen sie wieder und wuchsen in der gewöhnlichen Weise weiter. Aus diesen Beobachtungen darf man vielleicht schließen, daß die Auswanderung des Plasmas nur bei Nahrungsmangel erfolgt. Jedenfalls ist nur durch diese Fähigkeit des Plasmas eine Ausbreitung der Organismen über weitere Nahrungsgebiete ermöglicht, weil die beschalten Tiere sich nicht bewegen und zweitens ist, wenn letztere in ungünstige Lebensbedingungen geraten, die Erhaltung der Art insofern gesichert, als ja die Plasmodien wandern und neue günstigere Verhältnisse aufsuchen können.

In allen beobachteten Fällen blieb bei dem Austreten des Plasmas ein kleiner Teil desselben in der Schale zurück und zog sich kugelig zusammen. Meine Versuche, künstlich durch gewaltsame Eingriffe Plasmodien herzustellen, müssen als mißlungen gelten. So häufig ich den Weichkörper der Calcituba durch Zerbrechen der Schale isolierte, niemals blieb derselbe lange am Leben, geschweige daß er umherkroch. In den ersten Tagen wurden noch feine Pseudopodien an einzelnen Stellen gebildet, doch dann zerfiel das Plasma in unregelmäßige Brocken und auch diese wurden allmählich aufgelöst. Bemerkenswert ist noch die Tatsache, daß nur ein sehr geringer Prozentsatz der isolierten Tiere Plasmodien bildete. Zu Hunderten habe ich die Tiere vom Boden des Gefäßes genommen und in Glasschalen versetzt, aber im Ganzen habe ich nur sieben Plasmodien aus ihnen sich bilden gesehen. Die meisten Individuen verschlossen ihre Mündungen mit einem chitinösen Häutchen, und es blieb der Weichkörper in diesem gewissermaßen encystierten Zustand noch lange (auch ohne Nahrung) am Leben. Seitdem diese Zeilen niedergeschrieben wurden, habe ich in demselben Glase vier aufeinander folgende Generationen verfolgt. Nachdem nämlich die ganze Algenlage verzehrt war, wurde der größte Teil der Calcituben herausgefangen und nur wenige Exemplare gelassen. Sobald sich dann ein neuer Algen-

überzug gebildet hatte, wurde er stets wieder ganz von den Nachkommen der wenigen zurückgebliebenen Individuen bevölkert. Die Fortpflanzung erfolgte niemals in anderer Weise als sie in dieser Abhandlung geschildert wird, d. h. durch Teilung des Plasmas in plasmodienähnliche Teilstücke, welche die Schale des Muttertieres verlassen und sich dann zu einem beschalten Tiere umbilden. Besonders bemerkenswert ist im Hinblick auf andere Foraminiferen, die später geschildert werden sollen, daß die Größe und Zahl der auswandernden Plasmodien äußerst verschieden ist. Fig. 18 zeigt eine Schale, aus welcher eine Anzahl Plasmodien auswandern, die sehr verschiedene Größen besitzen. Während häufig, wie oben geschildert, nur ein Plasmodium abgeschnürt wird, konnte ich, besonders in der Zeit, wenn die Algen fast ganz verzehrt waren, sogar 20 Plasmodien aus einer Kammer auswandern sehen.

Verfolgen wir jetzt noch das Wachstum der aus Plasmodien entstandenen Individuen weiter. Schon vorher wurde gesagt, daß die von der Zentralkammer (Plasmodium) ausgehenden Röhren radiär angeordnet sind. Ich brauche erst kaum zu erwähnen, daß dieses nicht in geometrischem Sinne aufzufassen ist, denn auch hier spielt die Variabilität eine große Rolle. Je mehr sich die Kalkröhren während des Wachstums vom Miitelpunkt entfernen, desto reicher verzweigen sie sich, was ja selbstverständlich erscheint, wenn man bedenkt, daß bei radiärem Wachstum die Kammerenden sich immer mehr von eineinander entfernen und dabei reiche Nahrungsgebiete zwischen sich freilassen. Die aus den distalen Kammermündungen austretenden Pseudopodien werden gelegentlich auch seitlich Nahrung aufnehmen können, ohne auf eine Nachbarröhre oder deren Pseudopodien zu stoßen. Mit dieser seitlichen Nahrungsaufnahme wird auch der vor der Mündung lagernde Plasmaklumpen nach der betreffenden Seite verzogen und schließlich, wenn auf der anderen Seite die Pseudopodien in entgegengesetzter Richtung wirken, gegabelt. Da nun, wie wir wissen, dieser Klumpen die Schale abscheidet, resultiert aus dieser Gabelung eine dichotomische Verästelung der Schale. Die dem Zentrum des Tieres näher gelegenen freien Röhrenenden haben weniger Nahrung und beschränkteren Raum und wachsen daher auch wohl langsamer und unregelmäßiger. Daher ist bei älteren Individuen die periphere Partie stets ziemlich regelmäßig verästelt, während das Zentrum häufig ein ganz unentwirrbares Knäuel bildet. Diese Beobachtungen wurden in der Weise angestellt, daß ein Teil eines Individuums genau gezeichnet und gemessen wurde und nach einer Woche die neu hinzugewachsenen Stücke mit anderer Farbe auf der Zeichnung hinzugefügt wurden. So erhält man ein anschauliches Bild der Wachstumsdifferenzen der einzelnen Röhrenenden (Fig. 10 giebt eine kleine Probe hiervon, die leider des Platzes wegen verkleinert werden mußte).

In unmittelbarer Nähe der Zentralkammer befinden sich auch freie Röhrenmündungen, aus denen Pseudopodien ausgesandt werden, ja es kann, wie wir gesehen haben, sogar das Plasma der Zentralkammer selbst dem Algenfilz direkt aufliegen und ihn verzehren. Daher ist dann nach einigen Wochen das Algenflechtwerk im Zentrum, als der ältesten Stelle, aufgezehrt und die Zentralkammer schwebt frei im Wasser, nur von den von ihr abgehenden Röhren gehalten. Allmählich erweitert sich die Lücke im Algenschleier und schließlich kommt ein Zeitpunkt, wo die ganze zentrale Schalenmasse den tragenden Ästen zu schwer wird; dieselben brechen ab und zwar an den die Kammerscheidewände bildenden Einschnürungen der Schale, da letztere, wie wir gesehen haben, an diesen Stellen besonders dünn ist. Die meisten Kammern der zentralen Partie fallen in mehr oder minder zusammenhängenden Komplexen zu Boden. Nur wenige, die außer auf dem Algenfilz auch auf der Glaswand befestigt waren, bleiben auf letzterer sitzen. Auf diese Weise hat sich dann wieder ein Kranz gebildet gleich dem, von welchem wir bei unsern Betrachtungen ausgingen.

Die Bruchstellen werden meistens von den durch Zerfall des großen sternförmigen Tieres entstandenen Individuen wieder zugebaut. Die auf den Algen zurückgebliebenen Tiere wachsen vorn weiter, während die hinteren, älteren Kammern, wenn die Unterlage verzehrt ist, abbrechen. So geht es fort, bis sich die Kränze so erweitert haben, daß sie einander berühren. An den Berührungsstellen bilden die von den entgegengesetzten Seiten aufeinander zuwachsenden Röhren zunächst ein labyrinthisches Knäuel, das schließlich, nachdem die Unterlage verzehrt ist, zu Boden fällt. Natürlich ist auf diese Weise ein Kranz von größerem Durchmesser, als die beiden alten waren, entstanden. Durch Verschmelzen zahlreicher Kränze bilden sich immer größere Kreise, bis zuletzt nur noch eine unregelmäßig verlaufende Linie von annähernd parallel gelagerten Individuen auf dem Rand des Algenschleiers übrig bleibt und nun geschlossen gegen denselben vorrückt (Fig. 2).

Es ist leicht erklärlich, daß man in diesem Stadium des Wachstums nicht sehr vielkammerige Exemplare vorfindet, weil ja die hintersten Kammern immer abbrechen. Da es nun dem Zufall überlassen ist, ob die Bruchstücke ein- oder mehrkammerig werden und, wie oben gesagt, die proximal zum Zentrum des Kreises gelegenen Mündungen zugebaut sind, so findet man auf dem Boden des Gefäßes sowohl, als auch auf der Wand, außer mehrkammerigen Tieren auch einkammerige, die nur eine Öffnung haben. (Die andere ist eben zugebaut.) Jemand, der die Entwicklungsgeschichte der Calcituba nicht kennt und solche einkammerige Individuen findet, wird dieselben nach Analogie mit anderen Foraminiferen für die jüngsten Entwicklungsstadien der Calcituba halten. So tut es von Roboz, der offenbar nur dies eine Stadium des Calcitubawachstums kannte, was auch aus seiner Behauptung, daß diese Polythalamie nie mehr als sechskammerig wäre, hervorgeht. Indessen vermag man bisweilen noch an solchen einzelnen Kammern eine Andeutung ihrer Entstehungsart zu erkennen. Bei solchen Tieren sitzt nämlich auf dem Grunde der sackförmigen Schale ein kleines uhrschälchenähnliches Gebilde, welches so zustande gekommen ist, daß die Spitze der anstoßenden Kammer, die, wie wir gesehen haben, häufig die Kammerscheidewand bildet, beim Abbrechen stecken blieb und dann zugebaut wurde (Fig. 9).

Hiermit sind meine Beobachtungen über das Leben der Calcituba beendet. Mit Absicht habe ich dieselben in der Reihenfolge mitgeteilt, in der sie angestellt wurden, weil ich glaube, daß man so am leichtesten einen Einblick in den etwas komplizierten Entwicklungsgang unseres Tieres bekommt. Zum Schluß fasse ich noch einmal die Lebensgeschichte der Calcituba in kurzen Worten zusammen:

Aus nackten Plasmodien entstehen große, vielkammrige, sternförmige Individuen auf folgende Weise: Das Plasmodium setzt sich auf flächenhaft wachsenden Algen fest und umgibt sich mit Schale: von der so entstandenen ersten Kammer wachsen in radiärer Richtung, dichotomisch sich verästelnde gekammerte Kalkröhren aus. Während die peripheren Röhrenenden weiter wachsen, zerfällt die zentrale Partie, wenn die Algenunterlage verzehrt ist, in Bruchstücke von verschiedener Kammerzahl, die auf den Boden sinken. Es ist auf diese Weise aus dem großen, sternförmigen Individuum ein Ring radiär angeordneter kleinerer Individuen entstanden; die letzeren bauen an ihren peripheren Enden immer neue Kammern, während die zentralen älteren Teile abbrechen und zu Boden fallen, ein Vorgang, der eine gewisse Ähnlichkeit mit der Strobilation besitzt, insofern als auch hier die älteren Teile sich ablösen, während das Tier weiterwächst. Das Schicksal der auf den Boden gefallenen Bruchstücke ist verschieden; wenn sie Nahrung erlangen, z. B. auf Algen fielen, bauen sie neue Kammern und wachsen in der gewöhnlichen Weise weiter. Wenn sie keine Nahrung haben, so verschließen sie entweder ihre Mündungen mit chitinösen Häutchen und warten in diesem encystierten Zustand auf günstigere Lebensbedingungen, oder sie

bilden Plasmodien durch Teilung des Plasmas innerhalb der Schale und Auswanderung der Teilstücke. Die Plasmodien können günstigere Nahrungsgebiete aufsuchen. Aus ihnen entstehen in der oben geschilderten Weise sternförmige Individuen, entweder direkt oder nachdem eine Teilung des Plasmodiums vorausgegangen ist. Bisweilen leben die Plasmodien lange als selbständige Organismen.

Ich will auch die Möglichkeit nicht unerwähnt lassen, daß die Individuen, welche ihre Schalenmündungen verschließen, später noch andersartige Fortpflanzungskörper entwickeln. Indessen bieten meine Beobachtungen hierfür keine Anhaltspunkte. — Es wäre sehr wichtig, zu konstatieren, ob alle diese Entwicklungsstadien der Calcituba auch unter natürlicheren Verhältnissen, d. h. im Meere vorkommen.

Bei anderen Foraminiferen sind ähnliche Erscheinungen meines Wissens noch nicht beobachtet worden.

Das Protoplasma.

Während bei den meisten Foraminiferen die Dicke der Schale das Studium des in ihr enthaltenen Weichkörpers mit starken Vergrößerungen unmöglich macht und man sich hier auf die aus der Schale hervortretenden Teile beschränken muß, bietet Calcituba weitaus günstigere Verhältnisse. Die Schale derselben ist so dünn und kalkarm, daß man bei tausendfacher und stärkerer Vergrößerung noch ziemlich gut die Zusammensetzung und die Bewegungserscheinungen des Plasmas, ohne die Schale zu zerstören, beobachten kann. Um die Tiere längere Zeit unter dem Deckglas lebensfähig zu erhalten, was besonders für das anhaltende Studium der Bewegungserscheinungen des Plasmas notwendig ist, muß man kontinuierlich das Meerwasser erneuern, da sonst der Salzgehalt durch Verdunsten zu schnell erhöht wird. Zu diesem Zweck benutzte ich einen oder mehrere dünne Wollfäden, deren eines etwas abgeplattete Ende unter das Deckglas gebracht wurde, während das andere in einem höher stehenden Gefäß mit Meerwasser hing; durch Kapillarität steigt natürlich das Wasser auf dieser Leitung herunter. An der anderen Seite des Deckglases wird ein ableitender Wollfaden herunter gelegt, der an seinem freien Ende mit einem Stückchen Fließpapier in Verbindung gebracht wird. Mit Hilfe dieses Apparates ist unter dem Deckglas stets ein Strom vorhanden, dessen Stärke man natürlich leicht durch Vermehrung oder Verminderung der Fäden regulieren kann. Der Zweck dieser Veranstaltung ist als erreicht anzusehen, wenn nach Verlauf mehrerer Stunden sich noch keine Salzkristalle am Rande des Deckglases abgesetzt haben.

Bei schwacher Vergrößerung und durchfallendem Licht erscheint der Weichkörper der Calcituba als eine grobkörnige, dunkelrotbraune, ziemlich gleichartige Masse, in der an einzelnen Stellen größere Vacuolen bemerkbar sind. Derselbe erfüllte bei den von mir untersuchten Exemplaren die Kammern der Schale häufig vollständig, während von Roboz niemals die Kammern ganz von Plasma ausgefüllt fand; er schildert vielmehr das Plasma in folgender Weise: „Vom Protoplasma gehen fadenförmige Stränge ab, die an der Innenwand der Schale inserieren, wodurch die ganze protoplasmatische Masse im Innenraum der Kammer aufgehängt erscheint.“ Dies kann ich nicht bestätigen. Als Gegensatz zu der vollständigen Erfüllung der Kammern habe ich einen dünnen aber kontinuierlich protoplasmatischen Wandbelag gefunden, der leicht übersehen werden kann, weil er in manchen Fällen sehr dünn ist und erst mit starken Linsen sichtbar wird; freilich waren dann in zahlreichen derartigen Fällen die gegenüberliegenden Wände durch dünne Plasmabrücken verbunden, so daß der ganze Kammerinhalt eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Primordialschlauch der Pflanzenzellen besaß. Daß zwischen den erwähnten Extremen

sich leicht alle Übergänge finden lassen, brauche ich wohl kaum zu erwähnen; doch habe ich immer gefunden, daß bei Zunahme des Plasmas dasselbe an den Wänden und nicht im Zentrum angehäuft wurde, daher kann man von einem Aufgehängtsein des Plasmas, wie es z. B. bei Arzella bekannt ist, kaum sprechen.

Bei den großen sternförmigen, aus Plasmodien entstandenen Individuen findet man häufig Kammern, die zwischen zwei gefüllten gelegen, bei oberflächlicher Betrachtung leer erscheinen: doch habe ich in allen untersuchten Fällen auch in ihnen einen dünnen, protoplasmatischen Wandbelag gefunden. Deshalb glaube ich, daß der Weichkörper sämtlicher Kammern auch bei den größten sternförmigen Tieren ein zusammenhängendes Ganze bildet, was für die Auffassung dieser Stadien als Individuen von Bedeutung ist.

Bei Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung verliert das Plasma seinen gleichartigen Charakter. Es zeigt sich, daß dasselbe aus einer Anzahl verschiedener Bestandteile zusammengesetzt ist, die in Form einer Emulsion in einer scheinbar homogenen Grundsubstanz eingebettet sind. Ich will nun zunächst die einzelnen Inhaltsgebilde, die ich zu erkennen vermochte, beschreiben, dann das über die Grundsubstanz Ermittelte mitteilen und zuletzt einige Bewegungserscheinungen des Plasmas besprechen.

1. Die Inhaltsgebilde des Plasmas.

Zunächst fallen zahlreiche helle Vacuolen auf, die mit wasserklarer Flüssigkeit gefüllt zu sein scheinen. Dieselben sind von sehr verschiedener Größe und Gestalt und auch verschieden dicht aneinander gelagert, d. h. durch dickere oder dünnere Grundsubstanzbrücken getrennt. Ihre Konturen sind stets scharf und glatt; doch ist dies Verhalten nicht auf das Vorhandensein einer eigenen Wandung zurückzuführen, was die gelegentliche Gestalt und Größenveränderung dieser Gebilde verbietet. Vielmehr sind sie als dünnflüssige Tropfen in einer zähflüssigen Masse aufzufassen. Diese hellen Tropfen verleihen dem Plasma ein blasiges Aussehen, ähnlich wie dies von Pelomyxa bekannt ist; nur erscheint in unserem Falle die Masse kompakter, weil die Vacuolen im allgemeinen kleiner und die trennenden Grundsubstanzmassen dicker als bei Pelomyxa sind. Über die chemische Zusammensetzung des Vacuoleninhaltes habe ich nichts ermittelt.

Die rote Färbung des Weichkörpers rührt von zwei verschiedenartigen Inhaltsgebilden her, nämlich von größeren gelbroten, glänzenden Tröpfchen und minutiösen intensiv rotbraunen, stark lichtbrechenden Körnchen. Die Tröpfchen liegen zwischen den Flüssigkeitsvacuolen des Plasmas zerstreut und unterscheiden sich von letzteren durch Farbe und Lichtbrechungsvermögen, während Größe und Gestalt übereinstimmen. Geformte Bestandteile habe ich bei stärkster Vergrößerung nicht in ihnen wahrnehmen können. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Individuen sehr verschieden. Oft sind sie so dicht angehäuft, daß sie vollständig die Stelle der hellen Vacuolen einnehmen; in anderen Fällen sind sie spärlich vertreten und schließlich findet man Kammern, in denen sie ganz fehlen. Die außer diesen Tröpfchen vorkommenden, rotbraunen Körnchen erfüllen dicht die Grundsubstanz des Plasmas, sind aber von fast unmeßbarer Kleinheit. Beide Farbstoffe, Tröpfchen wie Körner, lösen sich in absolutem Alkohol, Äther und Nelkenöl bei längerer Einwirkung auf. Wenn man diesen Vorgang unter dem Mikroskop beobachtet, so zeigt es sich, daß zunächst aus den Körnern Tropfen entstehen, in der Weise, daß die in der Grundsubstanz eingebetteten Körnchen in dem Inhalt der farblosen Flüssigkeitsvacuolen gelöst werden; die letzteren gleichen dann in Farbe und Lichtbrechungsvermögen

vollständig den im Leben vorhandenen Farbstofftröpfchen; bei mehrfachem Alkoholwechsel wird auch aus ihnen der Farbstoff ausgewaschen, und sie sind dann wieder hell wie zuvor. Hat man eine große Anzahl Calcituben in einer Uhrschale, so nimmt der Alkohol selbst eine gelbrote Färbung an, ein Beweis, daß die Farbstoffe in ihm gelöst enthalten sind.

Wenn man Calcituben durch plötzliche Erhitzung tötet und den Weichkörper im Meerwasser liegen läßt, so werden, wie bei der Einwirkung des absoluten Alkohols, zuerst die Körnchen in Vacuolen gelöst und dann erst diese entfärbt. Auch lebende Tiere verlieren ihre Farbe, wenn man sie längere Zeit ohne Nahrung läßt; indessen habe ich hier nicht beobachtet, daß die Körnchen in Vacuolen gelöst wurden; nur ihre Anzahl wurde geringer, woraus man wohl schließen muß, daß dieselben beim Stoffwechsel verbraucht wurden. Derartig entfärbte Exemplare wurden wieder rot, wenn sie einige Tage auf dem Algenflechtwerk gelegen hatten.

Aus diesen Versuchen schließe ich, daß die Körnchen und Tröpfchen bei der Ernährung aus der Algensubstanz gebildet werden und Reservestoffe darstellen, die bei Nahrungsmangel verbraucht werden.

Max Schultze[1]) hat den braunen Farbstoff, den er bei Polystomellen und Gomien ebenfalls in Tropfen- und Körnchenform vorfand, untersucht und glaubt, daß er dem Diatomin entspricht und von der in Diatomeen bestehenden Nahrung herrührt. Ebenso, wie wir es getan haben, ließ er Polystomellen hungern und sah, daß der Farbstoff verschwand, während reichliche Fütterung mit Diatomeen ihn wieder anhäufte.

In unserem Falle kann es nun wohl nicht Diatomin sein, da sorgfältig darauf geachtet wurde, daß in den betreffenden Kulturgefäßen keine Diatomeen vorhanden waren, vielmehr bestand die Nahrung nur aus den am Anfang erwähnten grünen Fadenalgen — Siphoneen, deren grüne Farbe durch Chlorophyll bedingt ist. Wenn diese Algen in das Plasma aufgenommen werden, so büßen sie während der Verdauung ihre grüne Farbe schnell ein. Ich vermute nun, daß der gelbrote Farbstoff seine Entstehung der Zersetzung des Chlorophylls verdankt, was zu beweisen freilich zur Zeit nicht möglich ist, weil wir über die chemische Zusammensetzung des Chlorophylls fast nichts wissen. Meine Gründe für diese Annahme sind pflanzenphysiologischer Art und will ich ganz kurz darauf eingehen.

Nach neueren Untersuchungen von Hansen[2]) besteht das Chlorophyll aus zwei Farbstoffen, die an eine fettähnliche Substanz gebunden sind, und zwar ist dies ein grüner und ein gelber, ersterer jedoch in überwiegender Menge. Nur der grüne Farbstoff kommt bei der Assimilation in Betracht und was für uns von besonderer Wichtigkeit ist, derselbe besitzt weniger Widerstandskraft gegen physikalische und chemische Einflüsse, als der gelbe Farbstoff. Auf letzterer Tatsache beruht beispielsweise die Verfärbung der Blätter unserer Laubbäume im Herbst. Wenn die Temperatur abnimmt, zerfallen die Chlorophyllkörper und hierbei geht der grüne Farbstoff zugrunde, oder er wandert samt der Stärke in gegen Wärmeausstrahlung geschütztere Reservestoffbehälter. Der gelbe Farbstoff bleibt in den Blättern zurück und verleiht ihnen die gelbrote oder rotbraune Herstfärbung. Nach Untersuchungen von Sachs[3]) besteht dieser zurückgebliebene Farbstoff aus kleinen, stark lichtbrechenden, intensiv gelbroten Körnchen, die nicht selten zu größeren, ölartigen Tröpfchen zusammenfließen. Ich habe mich nun selbst von der Richtigkeit dieser Beobachtungen an vergilbten Blättern von Robinien und Pappeln überzeugt

[1]) M. Schultze, Der Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.
[2]) A. Hansen, Der Chlorophyllfarbstoff. Arb. d. botan. Instit. in Würzburg. Bd. III. 1. Heft.
[3]) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1890.

und konnte außerdem die Tatsache konstatieren, daß diese Pflanzenfarbstoffe in Gestalt, Größe und Farbe genau mit den bei Calcituba vorkommenden übereinstimmen. Dieser Umstand und die Tatsache, daß das Chlorophyll der Algen nach der Aufnahme in den Weichkörper verschwindet, legte nun die oben erwähnte Annahme, daß der Farbstoff des Plasmas der Calcituba durch Zersetzung des Chlorophylls entstehe, sehr nahe; wir brauchen nur als Ursache des Clorophyllzerfalls an die Stelle der Wärmeausstrahlung bei den Blättern, bei Calcituba die Einwirkung verdauender Fermente zu setzen, so sind die übrigen Vorgänge bei der Verfärbung der Blätter und der Färbung der Calcituba identisch.

Außer den oben erwähnten Beobachtungen Max Schultzes liegen noch Angaben über den Ursprung des Pigments bei Rhizopoden von Cienkowsky[1]) vor. Derselbe gibt an, daß der ziegelrote Farbstoff der Vampyrellen von Chlorophyll grüner Algen oder Euglenen herrührt, was Géza Entz[2]) bestätigen konnte. Von der Färbung der Infusorien sagt schon Stein[3]), daß dieselbe durch Zersetzungsprodukte der Nahrung bedingt wird.

Außer diesen Farbstoffen sind noch andere, eben so kleine, stark lichtbrechende aber farblose Körnchen in großer Zahl im Plasma der Calcituba vorhanden, die nach der Behandlung mit absolutem Alkohol erhalten bleiben; über ihre Natur habe ich nichts ermitteln können, doch glaube ich, daß sie identisch sind mit den Körnchen, welche auf den Pseudopodien das Phänomen der Körnchenströmung hervorrufen. Der Umstand, das bei Behandlung mit Osmiumsäure einige Körnchen schwarz werden, während andere farblos bleiben, weist darauf hin, daß sie nicht alle dieselbe Zusammensetzung haben.

In sehr feiner Verteilung können auch die schon bei unseren biologischen Betrachtungen erwähnten, dunkel konturierten Exkretkörner auftreten. Doch werden dieselben in den meisten Fällen größer und liegen dann in Form ganz unregelmäßiger eckiger Körper meistens im Inneren von Vacuolen des Plasmas. Die chemische Natur dieser Gebilde betreffend, bin ich nicht über die Resultate anderer Forscher hinausgekommen. In Alkohol und Äther sind sie unlöslich, ebenso in verdünnten Säuren, während sie in konzentrierten Säuren sich auflösen. Ihre häufig kristallinische Beschaffenheit führte Bütschli[4]) zur Annahme, daß es oxalsaure Salze seien, während Entz[2]) sie für harnsaure Konkretionen hält. Jedenfalls stimmen beide Autoren darin überein, daß es Endprodukte des Stoffwechsels sind. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme bildet auch unsere schon früher mitgeteilte Beobachtung, daß diese Körper außerhalb der Tiere abgelagert werden und hier sich allmählich anhäufen.

Größere Nahrungskörper finden sich verhältnismäßig selten im Inneren des die Kammern erfüllenden Plasmas, was sich dadurch erklärt, daß, wie wir gesehen haben, die Algenfäden durch den vor der Kammeröffnung gelegenen Plasmaklumpen verdaut werden, und zwar in der Weise, daß das Plasma auch größere Algenstücke umfließt. Die wenigen leeren und zusammengeschrumpften Zellhäute, welche man im Weichkörper findet, liegen stets in einer Flüssigkeitsvacuolen (sogenannte Nahrungsvacuole).

Über die Kerne der Calcituba wird in einem späteren Kapitel Einiges mitgeteilt werden.

---

[1]) Cienkowsky, Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXVI. 1879.

[2] Géza Entz, Studien über Protisten. Budapest 1888.

[3]) Fr. Stein, Der Organismus der Infusionstiere nach eigenen Forschungen usw. Leipzig 1859.

[4]) O. Bütschli, Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1880.

2. Die Grundsubstanz.

Bis vor kurzer Zeit galt die Substanz, welche alle auf den vorigen Seiten beschriebenen Inhaltskörper verbindet, als durchaus gleichartig, weshalb man sie mit dem Namen „homogene Grundsubstanz“ belegte. Neuere Untersuchungen, die mit verbesserten optischen Hilfsmitteln angestellt wurden, haben aber gezeigt, daß auch diese Substanz in vielen Fällen noch zusammengesetzter Art ist, oder wie man sich ausdrückte, eine feinere Struktur besitzt. Unter diesem Gesichtspunkt wurde auch das Plasma einiger Foraminiferen, besonders eingehend von Bütschli studiert und kam dieser Forscher zu dem Resultat, daß bei allen untersuchten Foraminiferen die Grundsubstanz des Weichkörpers einen wabigen Bau besitzt. Da meine Beobachtungen nur das von diesem Autor Gefundene im wesentlichen als auch für Calcituba gültig bestätigen, kann ich mich im folgenden um so kürzer fassen.

Will man die feinere Zusammensetzung des Plasmas am lebenden unversehrten Tier studieren, so kann man hierzu nur Kammern wählen, die wenig Plasma enthalten, da sonst die Fülle der Inhaltskörper das Objekt zu undurchsichtig macht. Am besten eignen sich daher die Kammern, in denen der Weichkörper nur einen dünnen Wandbelag bildet. Natürlich wird man sich die von geringstem Querdurchmesser aussuchen, um überhaupt mit starken Systemen herankommen zu können. Zweckmäßig ist es auch, mit einem feinen Glasfaden das Deckglas zu unterstützen, weil häufig die dünne Schale nicht den Druck desselben verträgt.

Der protoplasmatische Wandbelag derartiger Exemplare zeigt nun deutlich, daß die Grundsubstanz des Plasmas nicht homogen, sondern aus zwei optisch-differenten Bestandteilen zusammengesetzt ist. Eine stärker lichtbrechende und eine hellere Substanz sind in Form einer Emulsion durcheinander gemengt, doch in äußerst feiner und gleichmäßiger Weise. Die hellere Substanz erfüllt in Tröpfchenform die stärker lichtbrechende so vollständig, daß die letztere optisch nur als das Fadenwerk eines feinen Netzes erscheint, während die hellen Tropfen die Maschenräume bilden. Daß die stärker lichtbrechende Substanz nicht eine feste Struktur besitzt, und etwa ein spongiöses Gerüstwerk darstellt, beweist die Tatsache, daß die hellen Tröpfchen fortwährend ihre Gestalt und Anordnung, wenn auch äußerst langsam, ändern, was nur möglich ist, wenn sie in eine flüssige Masse eingebettet sind. Das starke Lichtbrechungsvermögen dieser Substanz deutet wohl eine zähflüssige Konsistenz an. Über die chemische Beschaffenheit dieser beiden optisch differenten Stoffe ist nichts bekannt, und habe auch ich nichts ermittelt. Der Durchmesser der hellen Tröpfchen beträgt ungefähr 0,0005—0,001 mm, indessen ist dies nur eine ganz allgemeine Durchschnittsgröße, die aus zahlreichen Messungen herausgerechnet ist und aus dem Grunde keinen besonderen Wert beanspruchen darf, weil es unmöglich scheint, eine scharfe Grenze zwischen diesen kleinsten Tröpfchen und den größeren vorher beschriebenen Flüssigkeitsvacuolen zu ziehen; vielmehr scheinen beide ineinander überzugehen. Ich sage ausdrücklich „scheinen“, denn es ist nicht leicht, einen solchen Übergang, also etwa das Verschmelzen mehrerer kleiner Tröpfchen zu einem größeren direkt zu beobachten. Wie später ausführlich erörtert werden soll, sind alle Vacuolen, überhaupt das ganze Plasma in steter Bewegung. Daher ist es schwierig, einen bestimmten Komplex von Vacuolen längere Zeit genau im Auge zu behalten. Doch glaube ich bestimmt in einzelnen Fällen beobachtet zu haben, daß an einer Stelle, an der eben noch zahlreiche kleine Vacuolen waren, plötzlich eine größere auftauchte. Andererseits kann man bei aufmerksamer Betrachtung bisweilen sehen, wie größere Vacuolen langsam während ihrer Wanderung kleiner werden; es macht den Eindruck,

als ob alle angrenzenden kleinen Flüssigkeitstropfen ganz allmählich nach dem Zentrum des größeren zusammenrücken.

Von besonderem Interesse sind die schmalen Plasmabrücken, die sich häufig zwischen den gegenüberliegenden Kammerwänden in querer oder schräger Richtung ausspannen. Auf diesen oft sehr schmalen Fäden ist meistens die Plasmaströmung etwas stärker, daher drängen sich die Vacuolen aneinander und werden in der Stromrichtung in die Länge gezogen, so daß in extremen Fällen das Plasma ein fein fibrilläres Aussehen erhalten kann. Doch sind, wie gesagt, die einzelnen spindelförmigen Fibrillen nur in die Länge gezogene Vacuolen. Beim Übergang in das Wandplasma gehen auch sie allmählich wieder in die rundliche Tropfenform über. Dieselbe Beobachtung kann man häufig an Kammereinschnürungen machen (Fig. 19—20).

Mit Absicht habe ich zuerst unversehrte Tiere zu diesen Beobachtungen gewählt, um zu zeigen, daß auch hier die beschriebenen Erscheinungen zu erkennen sind. Deutlicher und leichter zu studieren sind dieselben aber am isolierten Plasma. — Wenn man Kammern zerdrückt oder mit feinen Nadeln die Schale unter dem Mikroskop zerbricht, so kann man dieselben Phänomene beobachten, die Bütschli[1]) bei Miliola schildert; und zwar in so übereinstimmender Weise, daß fast alles, was dieser Forscher über Miliola sagt, auch für Calcituba gilt. Ich will daher nur das Wichtige hervorheben. Da das Plasma der Calcituba sehr zähe ist, spannt sich ein Teil desselben zwischen den Schalenfragmenten in feinen Fäden aus. Das übrige Plasma zerfällt bei fortgesetztem Druck in gesonderte Stücke, die sich bei Nachlassen desselben kugelig abrunden. Nach ungefähr einer Viertelstunde beginnen die größeren dieser kugeligen Klumpen, nachdem minutenlang unregelmäßig wogende oder amöboide Bewegungen vorausgegangen waren, allseitig zarte Pseudopodien auszusenden. Dieselben sind häufig an ihren Basen schwimmhautartig verbunden. Namentlich diese dünnen flächenhaften Verbreiterungen zeigen das vorher beschriebene Netzbild als Ausdruck einer vacuolären Beschaffenheit außerordentlich deutlich, wohl weil das Plasma sich hier in relativer Ruhe befindet (Fig. 21*b*). Doch zeigt auch jeder Wulst, der sich bei einer Strömungsstörung auf den Pseudopodien bildet, oder die kleinen durch Verschmelzung von Pseudopodien entstandenen Ausbreitungen, deutlich die Zusammensetzung aus mehreren Waben. An den kleinsten abgesprengten Plasmakugeln sind die oberflächlichen Wabenkörper stets ziemlich regelmäßig radiär angeordnet, daher erscheint der Rand einer solchen Kugel im optischen Durchschnitt als regelmäßiger Alveolarsaum. Bei günstiger Beleuchtung und etwas seitlicher Abblendung kann man häufig sehen, daß außerhalb dieses Alveolarsaumes noch ein ganz feiner Kontur verläuft, der nur durch eine dünne vollkommen hyaline Plasmaschicht bedingt sein kann, die sich auf der Oberfläche des wabigen Plasmas ausbreitet.

Während die Anfangsteile der Pseudopodien häufig das fibrillär maschige Bild zeigen, das vorhin bei den Plasmabrücken beschrieben wurde, erscheinen die dünnsten Enden derselben bei zentraler Beleuchtung als scharfe stark lichtbrechende Linien (Fig. 21*a*). Die Körnchen, die sich an ihnen bewegen, springen seitlich als Buckel hervor. In manchen Fällen aber laufen sie gar nicht auf der Linie, sondern in einer kleinen Entfernung von derselben oder auch eine Zeit lang sie mit ihrer Oberfläche berührend, dann aber im Bogen ablenkend, um nach dieser Exkursion wieder zu ihr zurückzukehren. Bei seitlicher Abblendung sieht man nun bisweilen auch hier zu beiden Seiten der stark lichtbrechenden Linie in wechselnder Entfernung einen zarten Kontur verlaufen; daher glaube ich, daß auch hier der starklichtbrechende, zähe

[1]) O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, S. 65. Leipzig 1892.

Pseudopodienfaden von einer hyalinen, leichter flüssigen Plasmamasse umhüllt ist, in der dann die Körnchen eingebettet sind. Nur bei dieser Annahme ist die Erscheinung, daß sich die Körnchen vom Pseudopodienfaden entfernen, erklärbar. Daß ich an manchen Tagen den feinen hyalinen Saum nicht gesehen habe, ist, wie ich glaube, nicht auf das Fehlen desselben zurückzuführen, sondern darauf, daß das Auge nicht immer gleich gut disponiert ist, um Dinge, die an der Grenze des Wahrnehmbaren stehen, zu erkennen. Ob die Bewegung der Körnchen aktiv oder passiv ist, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Auch bei der von mir beschriebenen Myxotheca bin ich zu der Ansicht gekommen, daß in den Pseudopodien ein zäher Achsenfaden vorhanden sei. Doch basierte dort diese Annahme nicht auf dem feineren Bau der Pseudopodien selbst, der gar nicht untersucht wurde, sondern auf der Tatsache, daß bei Erschütterung die Pseudopodien häufig in Form einer unregelmäßigen Spirale eingezogen wurden. Bei Calcituba erfolgt nun die Einziehung der Pseudopodien in etwas anderer Weise, doch ist dieselbe auch mit der Annahme eines zäheren Achsenfadens vereinbar. Es bilden sich bei Erschütterung in wechselnden Abständen spindelförmige Verdickungen (Fig. 21*v*), die alle miteinander durch einen dünnen Faden (Fig. 21*f*) verbunden sind und allmählich unter zentripetaler Strömung, zu immer größeren Klumpen zusammenfließend, in den Weichkörper eingezogen werden. Bei sehr heftiger plötzlicher Erschütterung kommt es aber vor, daß der dünne Verbindungsfaden an mehreren Stellen zugleich reißt; es entsteht dann eine Reihe gesonderter Plasmakugeln von verschiedener Größe, was sich wohl dadurch erklärt, daß die Zähigkeit des Achsenfadens nicht dem Streben des Plasmas, sich bei mechanischem Reiz abzurunden, die Wage halten konnte. Diese kleinen Kugeln (Fig. 21*c*) zeigen ebenso, wie die vorhin beschriebenen, alveolären Bau und einen hyalinen Saum. Das Plasma beginnt nach einer kurzen Ruhepause wieder Pseudopodien zu bilden. Wenn die letzteren nun zufällig eine der isolierten Plasmakugeln berühren, so verschmelzen beide an der Berührungsstelle sofort miteinander und der Plasmaklumpen, der seine regelmäßige Kugelgestalt hierbei einbüßt, wird mit der zentripetalen Strömung langsam dem Weichkörper zugeführt. Eine mechanische Erklärung läßt sich für alle diese Erscheinungen vorläufig ebensowenig geben, wie für die Fähigkeit des Weichkörpers, sich bei der Fortpflanzung spontan zu teilen. Daß die Kerne hierbei keinen sichtbaren Einfluß, etwa als Attraktionszentren, haben, soll später gezeigt werden.

Nicht unerwähnt will ich lassen, daß außer Bütschli auch Max Schultze[1]) für die Miliolidenpseudopodien einen kontraktilen Achsenfaden annimmt.

Das Plasma der Calcituba scheint noch größere Lebenszähigkeit zu besitzen, als das der Miliola, welche Bütschli untersuchte. Während dieser Forscher den zerdrückten Weichkörper nur $^3/_4$ Stunden in dem oben geschilderten Zustand beobachten konnte, erhielt sich das Calcitubaplasma einen ganzen Tag mit ausgebreiteten Pseudopodien. Einige größere Klumpen zeigten sogar noch am folgenden Morgen schwache Strömungserscheinungen. Indessen ist zu erwägen, daß mein Objekt weit günstigere Lebensbedingungen durch den kontinuierlichen Wasserwechsel besaß.

Beim Absterben verlieren die Plasmaklumpen ihre rundliche Gestalt; sie bekommen unregelmäßige Höcker und gewinnen meistens einen größeren Durchmesser, was vielleicht auf Quellung zurückzuführen ist. Für die letztere Annahme spricht auch der Umstand, daß der wabige Bau des Plasmas nach dem Absterben für kurze Zeit deutlicher wird, um dann freilich ganz zu verschwinden. Eine Erscheinung, die man auch durch Zusatz eines Quellung bewirkenden

[1]) M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig 1863.

Mittels, wie der Essigsäure, hervorrufen kann. Das Plasma wird zuletzt grobkörnig und löst sich allmählich auf oder es wird von anderen Mikroorganismen (Bakterien usw.) verzehrt.

Auch bei geeigneter Fixation des Plasmas wird der vacuoläre Bau desselben deutlicher, was darauf beruht, daß die störende Bewegung aufhört, weil die vorher zähflüssige Masse fest wird. Ich habe unter dem Mikroskop die Einwirkung verschiedener Fixationsmittel verfolgt und gefunden, daß nächst der Osmiumsäure, die von mir schon früher empfohlene Mischung von Alc. absolutus und Sublimat am schnellsten die Bewegung des Plasmas hemmt und zugleich am wenigsten die Größe und Anordnung der Vacuolen verändert. Osmiumsäure ist deshalb weniger geeignet, weil sie, wie vorhin erwähnt, manche Einschlüsse des Plasmas schwarz färbt. Bei Anwendung von reinem Alkohol absolutus schrumpft das Plasma so stark, daß die Konturen der Vacuolen ganz zackig erscheinen.

3. Die Plasmaströmung.

Bei dem Studium des feineren Baues des Plasmas war mir aufgefallen, daß die einzelnen Bestandteile des Weichkörpers fortwährend ihre Lage wechseln, daß also eine Strömung im Plasma vorhanden sein müsse. Indessen achtete ich anfangs nicht weiter darauf, weil ich glaubte, daß diese Erscheinung irgendwie mit der Pseudopodienbildung in Zusammenhang stände. Da nun die fortwährende Bewegung die Beobachtung etwas störte, begann ich nach ruhendem Plasma zu suchen und wählte mir zur Untersuchung Exemplare, von denen ich wußte, daß sie seit längerer Zeit keine Pseudopodien mehr ausgesandt hatten, nämlich die Tiere, welche auf dem Boden des Gefäßes lagen und ihre Mündungen mit chitinösen Häutchen verschlossen hatten. Hier glaubte ich sicher den Weichkörper in Ruhe zu finden und bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung schien es auch so. An den Kammermündungen war das Plasma meistens kalottenförmig abgerundet und konnte man bei längerer Beobachtung keine Veränderung der Konturen wahrnehmen. Bei starker Vergrößerung (1200) zeigte sich aber auch hier dieselbe Bewegung der Plasmabestandteile, und so viele Kammern ich auch untersuchte, niemals befand sich der Weichkörper in seinem Innern bewegungslos. Daher glaube ich diese Erscheinung für einen normalen Lebensprozeß des Calcitubaweichkörpers halten zu müssen.

Da meines Wissens konstante Strömungen im Plasma anderer kalkschaliger[1]) Foraminiferen noch nicht beobachtet sind, habe ich dieselben bei Calcituba näher verfolgt und teile im Folgenden meine Resultate mit.

Die Bewegung des Plasmas ist natürlich nur an den einzelnen Formbestandteilen desselben, wie Vacuolen, Kernen, Körnern usw. sichtbar, doch erfolgt die Wanderung der letzteren so langsam, das man erst bei längerem Zuschauen eine bestimmte Bewegungsrichtung erkennt. Indessen ist gerade diese Langsamkeit der Bewegung für das Studium der Strömungsrichtung und die Verfolgung der einzelnen Teile auf ihren Bahnen sehr günstig.

In den meisten beobachteten Fällen erfolgte die Strömung parallel der Längsachse der Kammer und beginne ich mit der am leichtesten zu verfolgenden Art, der einfachen Rotation (Fig. 26).

Stellt man den Tubus auf die Oberfläche des Kammerinhaltes ein, so bemerkt man, daß alle größeren Inhaltsgebilde des Plasmas sich mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit in der Längsrichtung der Kammer nach der Mündung zu bewegen; diese Richtung wird, wie man

[1]) Bei der weichschaligen Shepheardella beschreibt J. D. Siddall „On Shepheardella, an undescribed type of marine Rhizopoda. Quart. Journ. of Micr. Sc. Tom. XX. 1880", ebenfalls Rotation des Plasmas.

beim Senken des Tubus bemerkt, bis zur Mitte der Kammer eingehalten, dann zeigt sich aber plötzlich die entgegengesetzte Strömung, und diese bleibt bis zur unteren Oberfläche der Kammer bestehen. Verfolgt man eine bestimmte Vacuole der Oberfläche, so bemerkt man, daß sie bis zum Ende der Kammer in einer Richtung verläuft, dann in die Tiefe hinabgeht und nun in entgegengesetzter Richtung zurückströmt, um am Ende wieder in die erste Richtung einzubiegen. Wenn man um 90° die ganze Kammer um ihre Längsachse dreht, so zeigt sich die Strömung in folgender Weise (cf. Fig. 26). Auf der linken Seite fließen alle oberflächlichen (schwarze Pfeile) wie tiefen Teile (rote Pfeile) des Plasmas in einer Richtung, biegen dann am Ende der Kammer nach der rechten Seite um und laufen in entgegengesetzter Richtung zurück. In der Mittelebene zwischen dem links- und rechtsseitigen Strom müßten sich theoretisch Teile in Ruhe befinden, in Wirklichkeit sieht man aber nichts hiervon, vielmehr strömen die Vacuolen direkt in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbei, oder es wird auch eine Vacuole, die eben noch mit dem linksseitigen aufsteigenden Strom fortgeführt wurde, plötzlich vom rechtsseitigen ergriffen, kurz es kann in der Mitte zwischen den beiden Hauptströmen die Bewegungsrichtung wechseln. Wenn die Ströme auf beiden Seiten gleich breit sind und auch mit gleicher Geschwindigkeit verlaufen, so ist es klar, daß eine Fortbewegung des Plasmas innerhalb der Kammer nicht erfolgt, daß vielmehr der Weichkörper an derselben Stelle in sich rotiert. Häufig kommt es aber vor, daß der Strom auf der einen Seite schneller ist als auf der andern; wenn in diesem Falle das Plasma trotzdem seine Gestalt und Stellung in der Kammer behält, so wird dies dadurch erreicht, daß die schnellere Strömung sich in einem engeren Bett bewegt als die entgegengesetzte langsamere.

Das bisher Gesagte gilt von einer Kammer, in welcher der Weichkörper eine solide Masse darstellt. Ähnliche Beobachtungen kann man nun auch an Kammern machen, in denen das Plasma nur einen dünnen Wandbelag bildet, während der zentrale Hohlraum nur von dünnen Plasmasträngen in querer oder schräger Richtung durchzogen wird (Fig. 29). Der Wandbelag rotiert hier ebenfalls als zusammenhängende Masse mit annähernd konstanter Geschwindigkeit um den zentralen Hohlraum. Es besitzt der ganze Vorgang in diesem Falle eine frappante Ähnlichkeit mit der Rotation, wie sie in zahlreichen Pflanzenzellen bekannt ist, z. B. bei Characeen oder den Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae. Der Hauptunterschied besteht nur darin, daß in unserem Falle die Strömung sehr langsam vor sich geht.

In den die Kammer durchsetzenden Strängen strömt das Plasma meistens etwas schneller als auf den Wänden und auch in sehr wechselnder Richtung; die Formbestandteile der gegenüberliegenden Wände können z. B. auf beide Enden der Verbindungsstränge zugleich übergehen und tritt dann die Erscheinung ein, daß in diesen dünnen Fäden zwei gerade entgegengesetzt verlaufende Ströme sich kreuzen. Wie denkbar, herrscht hierbei die größte Mannigfaltigkeit.

Die bisher beschriebene Art der Strömung habe ich verhältnismäßig selten gefunden und nur bei Kammern von geringem Querdurchmesser. Viel häufiger findet sich eine Rotation, die man vielleicht als springbrunnenartige bezeichnen kann (Fig. 27). Während bei der ersteren die Bestandteile des Plasmas in Ebenen rotieren, die einander annähernd parallel sind, schneiden sich bei der jetzt zu besprechenden Bewegung alle Rotationsebenen in der zentralen Achse der Kammer.

Auf der Oberfläche hat man eine bestimmte Strömungsrichtung, im Zentrum die entgegengesetzte und an der unteren Fläche des Plasmas wieder die erste. Man kann die Kammer beliebig um ihre Längsachse drehen, immer findet man dieselbe Aufeinanderfolge der Strömungen, nämlich überall an der Oberfläche die gleiche Richtung und im Zentrum die entgegengesetzte. Betrachtet man nun ein Ende der Kammer, so bemerkt man, daß alle mit dem zentralen Strome

herbeigeführten Formbestandteile mit zentrifugaler Strömung in radiärer Richtung abbiegen, sich an die Oberfläche begeben und zurückströmen; am anderen Ende der Kammer lenken sie dann wieder mit zentripedaler Strömung in den zentralen Strom ein.

Wenn im Zentrum und an der Peripherie die Strömungsgeschwindigkeit gleich ist, rotiert der Weichkörper auf derselben Stelle. Anders ist es, wenn einer der Ströme mit größerer Schnelligkeit sich bewegt als der andere. Ich habe nur beobachtet, daß die zentrale Masse schneller strömte als die periphere; der zentrale Strom führt dann in der Zeiteinheit mehr Plasmateile an das vordere Ende des Weichkörpers, als der langsamere periphere an das hintere Ende zurückführen kann, daher häuft sich das Plasma an dem vorderen Ende in demselben Maße an, als es am entgegengesetzten verschwindet; d. h. der Weichkörper bewegt sich in der zentralen Stromrichtung vorwärts. Eine ganz ähnliche Art der Plasmabewegung ist schon von F. E. Schulze bei Pelomyxa[1]) eingehend geschildert worden und will ich daher hier nicht näher darauf eingehen, [besser als eine lange Beschreibung macht den ganzen Vorgang Fig. 28 verständlich, in der die Länge der Pfeile der Geschwindigkeit der Strömung proportional ist].

Die beiden auf den vorigen Seiten geschilderten Arten der Rotation kommen auch in derselben Kammer vereint vor (Fig. 28) und nicht nur zwei, sondern fünf bis sechs und mehr verschiedene Strömungen können den Weichkörper zugleich durchziehen, so daß ich viele Seiten mit der Schilderung der einzelnen Modifikationen ausfüllen könnte. Indessen ist dies zwecklos, da sämtliche Bewegungsarten auf die beiden beschriebenen zurückzuführen sind. Erwähnen will ich noch, daß die kleinsten Körnchen, welche das Plasma erfüllen, oft Bewegungen ausführen, die von der Plasmaströmung ganz unabhängig sind, so daß ich annehmen muß, daß dieselben eine durch andere Kräfte bedingte Bewegung besitzen. Daß übrigens häufig auch echte Molekularbewegung eine Rolle spielt, kann ich nicht in Abrede stellen.

Die mitgeteilten Beobachtungen wurden mit Hilfe des Winkelschen Zeichenapparates angestellt. Es wurde zuerst der Umriß des Weichkörpers gezeichnet und dann sukzessive von der Oberfläche bis zur Tiefe einzelne Vacuolen auf den verschiedensten Seiten der Kammer bei ihrer Bewegung mit der Bleifederspitze verfolgt und ihre Richtung durch einen Pfeil angedeutet, was wegen der Langsamkeit der Strömung sehr leicht geht; die oberflächlichen Vacuolenwege wurden von den tiefen durch verschiedene Farben unterschieden. Wenn so das ganze Bild ausgefüllt war, stellte es ein der Natur möglichst entsprechendes Schema der Strömungsrichtungen dar (Fig. 26—29). In ähnlicher Weise wurde auch die Geschwindigkeit der Strömung gemessen. Man verfolgt eine Vacuole mit dem Bleistift und zählt zugleich die Sekundenschläge einer Uhr. Den wirklich durchlaufenen Weg kann man natürlich leicht aus der Länge der Linie berechnen. Die beiden Grenzwerte der Geschwindigkeit, die ich bei zahlreichen Messungen erhielt, waren 0,3—2,5 μ in der Sekunde. Nehmen wir eine Geschwindigkeit der Plasmaströmung von 2 μ in der Sekunde an und lassen die Strömung nur in einer Richtung erfolgen, so würde das Plasma ungefähr $5^1/_2$ Tage brauchen, um eine Strecke von 1 m zu durchlaufen; diese Rechnung hat nur den Zweck, eine Vorstellung von der Langsamkeit der Plasmaströmung zu geben. In Wirklichkeit bewegen sich die Organismen ja mit Hilfe der Pseudopodien.

In der Foraminiferenliteratur habe ich keine Angabe über konstante Plasmaströmungen bei kalkschaligen Reticulosa gefunden; vielleicht ist die Wanderung des Kerns aus einer Kammer in die folgende, die F. E. Schulze zuerst bei Polystomella[2]) beschrieben hat, durch ähnliche

[1]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien. III, S. 136. Archiv f. mikr. Anat. XI. 1875.
[2]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien. VI. Archiv f. mikr. Anat. XIII. 1876.

Strömungen im Inneren der Kammern bedingt. Mir ist es sehr wahrscheinlich geworden, daß bei allen Foraminiferen sich ähnliche langsame Bewegungen im Weichkörper bei genauerer Untersuchung finden werden

Rotation oder Zirkulation des Plasmas ist bei Infusorien und Noctiluca schon lange bekannt[1]) aus dem Grunde, weil sie hier bedeutend schneller, als in unserem Falle erfolgt und daher sofort den Beobachtern auffiel.

Über die Kräfte, welche alle diese Bewegungen hervorbringen, ist nichts Tatsächliches bekannt.

Die Schale.

Die Schale von Calcituba besitzt nicht ein porzellanartiges Aussehen, wie die der anderen Milioliden, weil die Wandung zu dünn und kalkarm ist, so daß auch bei auffallendem Licht noch die rote Farbe des Weichkörpers durchschimmert. Da Poren und regelmäßige Skulpturen nicht vorhanden sind, erscheint die Oberfläche der Schale bei Betrachtung mit schwächerer Vergrößerung im Allgemeinen glatt. Auf optischen Durchschnitten sieht man meistens beide Konturen der Wandung als zusammenhängende, glatte, nahezu parallele Linien verlaufen; ein Beweis, daß die Schale fast überall die gleiche Dicke besitzt. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Einschnürungen an den Kammerscheidewänden und die Mündungen, wo, wie wir schon früher gesehen haben, die Schale allmählich dünner wird.

Bei stärkerer Vergrößerung kann man indessen einige Unregelmäßigkeiten auf der Schalenoberfläche entdecken; meistens sind es flache Höcker und Wülste oder kurze, erhabene Kalkleisten. Letztere kann man besonders häufig an den die Kammerscheidewände andeutenden Einschnürungen beobachten. Aus der tiefen Ringfalte entspringend, verlaufen sie auf der Schalenoberfläche, sich allmählich verschmälernd oder auch knotig angeschwollen, parallel oder wirr durcheinander. An solchen Stellen kann die Schale ein ganz unregelmäßig gefaltetes und gerunzeltes Aussehen erhalten. Niemals habe ich aber an der inneren Schalenoberfläche entsprechende Erhabenheiten und Vertiefungen nachweisen können, sondern dieselbe war stets glatt.

Selten findet man auf der äußeren Schalenoberfläche Fremdkörper festgekittet; in den beobachteten Fällen waren es Bacillariaceen und kleine Bruchstücke von Diatomeenpanzern.

Untersucht man Schalenfragmente mit stärkster Vergrößerung (1000—1500), so zeigt sich eine Struktur, die im Anschluß an die Beobachtungen über den feineren Bau des Plasmas unser besonderes Interesse verdient. Bei Einstellung auf die Oberfläche erscheint auf derselben eine äußerst zarte, polygonale Felderung oder besser, das Bild eines Netzwerkes (Fig. 22). Die Maschen desselben, die verschiedene Größe und Gestalt besitzen, erscheinen heller und weniger lichtbrechend als die Fäden. Letztere bestehen aus feinen, in einer Reihe angeordneten Körnchen, die sehr starkes Lichtbrechungsvermögen besitzen und daher als dunkle Pünktchen zu erkennen sind; jedoch sind sie zu klein, um eine bestimmte Gestalt unterscheiden zu lassen. In den Knotenpunkten scheinen dieselben zahlreicher neben einander zu liegen. Das größte beobachtete Maß der Maschenräume betrug 1,5 μ. — Bei etwas tieferer Einstellung verändert sich das Bild; wo eben noch Maschenräume waren, befinden sich jetzt Knotenpunkte oder kleine mit Körnchen besäte Flächen, und so verschieben sich die Maschen bis zur inneren Schalenoberfläche mehrmals; jedenfalls aber zeigt sich bei jeder beliebigen Einstellung ein Netzbild. Wenn man eine bestimmte Masche im Auge behält und den Tubus schnell ein wenig auf und ab bewegt, so hat man nicht mehr den Eindruck einer Masche in einem flächenhaft ausgebreiteten

[1]) K. Brandt, Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schleswig-Holsteiner Ärzte. 12. Heft. 3. Stück. 1890.

Netze, sondern man glaubt einen hellen, scharfkonturierten Tropfen gesehen zu haben. — Stellt man ganz scharf auf die Oberfläche der Schale ein und bemüht sich, auch mit dem Auge nicht tiefer zu dringen, sondern nur das in einer optischen Ebene gelegene zu betrachten, was nicht ganz leicht ist, so bemerkt man, daß die Oberfläche mit einer kontinuierlichen Lage von Körnchen bedeckt ist und daß das Netzbild nur ganz schwach durchschimmert, während es unter der Oberfläche viel deutlicher ist. — Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch auf der inneren Schalenoberfläche.

Wenn man ferner leere Schalen durch einen kurzen, starken Druck auf das Deckglas zertrümmert, so werden die Bruchstücke sehr klein. Es finden sich daher immer einige so gelagert, daß man auf einen Querschnitt der Schalenwand sieht, und man überzeugt sich leicht, daß auch hier das Netzbild vorhanden ist, mit derselben Maschenweite wie bei der Oberflächenbetrachtung. Die Maschen sind in vier bis fünf Reihen in der Querrichtung neben einander geordnet. Die beiden äußeren Reihen machen den Eindruck eines regelmäßigen Alveolarsaumes, so weit sich dies bei der Kleinheit der Maschen und dem starken Lichtbrechungsvermögen der Ränder erkennen läßt (Fig. 24).

Aus diesen Beobachtungen scheint mir ohne Zweifel hervorzugehen, daß die Schale aus vier bis fünf Schichten wabenartig aneinander gelagerter Kästchen besteht, deren Wände mit stark lichtbrechenden Körnchen dicht besetzt sind. Daß nur die letzteren aus kohlensaurem Kalk bestehen, lehrt die Entkalkung der Schale. Läßt man nämlich unter das Deckglas vorsichtig sehr verdünnte Salpetersäure fließen, so bemerkt man, daß die glänzenden Körnchen allmählich ihr starkes Lichtbrechungsvermögen einbüßen, bis sie schließlich ganz verschwunden sind; mit ihnen ist dann aber auch das Netzbild ausgelöscht und es ist ein vollständig homogenes, gelbliches Häutchen, die bekannte chitinöse Schalenbasis, zurückgeblieben, die sich durch große Resistenz gegen Säuren und Alkalien auszeichnet. Dieselbe besitzt die gleiche Dicke, wie die unentkalkte Schale, jedoch nur bei langsamer, vorsichtiger Entkalkung. Setzt man konzentrierte Säuren zu, so erfolgt die Kohlensäureentwicklung mit großer Intensität, explosionsartig, was sich durch Aufsteigen zahlreicher Gasblasen dokumentiert und infolgedessen wird das organische Häutchen zerrissen oder zum mindesten stark geschrumpft und gefaltet; eine Tatsache, die schon Max Schultze bekannt war, der andererseits auch hervorhebt, daß bei vorsichtiger Entkalkung die organische Grundlage der Schale trotz ihrer Durchsichtigkeit alle Poren und Höcker der unverletzten Schale in Gestalt und Größe genau wiedergibt.

Nicht überall zeigt sich das Netzbild so regelmäßig, wie es oben beschrieben wurde, häufig sind alle Maschen in einer Richtung in die Länge gezogen und es erhält die Schale an solchen Stellen ein streifiges Aussehen (Fig. 23).

An den Unregelmäßigkeiten und erhabenen Leisten der Schale (Fig. 25), die zu Anfang erwähnt wurden, habe ich eine feinere Struktur nicht zu erkennen vermocht, wohl aus dem Grunde, weil diese Gebilde wegen ihrer stark gewölbten Oberfläche das Licht zu stark brechen. So weit meine Beobachtungen; vergleichen wir nun die Struktur der Schale mit der im vorigen Kapitel geschilderten, feineren Zusammensetzung des Plasmas, so zeigt es sich, daß die mit chitinöser Substanz erfüllten Kalkwaben der Schale dieselbe Größe und Gestalt haben, wie die kleinsten Vacuolen des Plasmas. Noch mehr als dies weist der Umstand, daß bei Schale wie Plasma Streifbilder durch In-die-Länge-Strecken von Waben vorkommen, daraufhin, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen beiden Strukturen besteht; welcher Art derselbe aber ist, entzieht sich der Beobachtung. Trotzdem sei es mir gestattet, die Vorstellung, die ich mir von der Bildung der Schale gemacht habe, obwohl sie nur hypothetisch ist, hier darzulegen.

Wir haben gesehen, daß der Weichkörper in seinen feinsten Teilen eine Emulsion von zwei verschieden stark lichtbrechenden, also wohl auch verschieden konsistenten Flüssigkeiten darstellt, die im Leben in steter Strömung begriffen ist; nach der Fixierung erscheint sie jedoch als festes Wabenwerk, was darauf beruht, daß wahrscheinlich die Substanz der Vacuolenwände gerinnt. Hiernach stelle ich mir nun vor, daß die oberflächlichen Vacuolen des Plasmas in ihrem Inneren feinste Kalkkörnchen ausscheiden, die dann an der Grenze des zäher- und leichterflüssigen Plasmas sich ablagern. Dadurch wird die Verschiebbarkeit der einzelnen Flüssigkeitstropfen gegen einander geringer werden und die Oberfläche des Plasmas wird zum Stillstand kommen; mitunter freilich — bei starker Strömung — unter Verzerrung der Tropfen, woraus dann die streifige Struktur der Schale resultiert. Durch den Umstand, daß die oberflächlichen Plasmavacuolen nicht mehr zirkulieren, hört vielleicht die Assimilationsfähigkeit in denselben auf und es ist damit der Anstoß zur Ausscheidung chitinöser Substanz gegeben, die dann den ganzen Raum zwischen den Kalkkörnchen ausfüllt.

Bei dieser Annahme sind, wie ich glaube, die Bauverhältnisse der Schale einigermaßen verständlich. Einen genaueren Einblick in die bei der Schalenbildung sich abspielenden Vorgänge wird man wohl ohne Kenntnis der chemischen Verhältnisse des Plasmas nicht gewinnen können.

Die unregelmäßigen Höcker und Kalkleisten, namentlich die an den Einschnürungen der Kammerscheidewände gelegenen, kann man wohl mit ziemlicher Sicherheit als sekundäre Auflagerungen von Schalensubstanz auffassen, einmal weil ihnen keine Skulpturen an der Innenwand entsprechen und dann, weil wir ja wissen, daß das Plasma von der Mündung aus sich häufig über die Schale nach rückwärts verbreitet.

Bei Foraminiferen findet sich eine polygonale Felderung der Schale noch bei einigen Lageniden, die Dreyer[1]) auch auf die sekretorische Tätigkeit einer Vacuolenschicht des Plasmas zurückführt. Sonst ist mir in der Literatur nichts Ähnliches bekannt geworden; indessen ist es fraglich, ob überhaupt schon die feinere Struktur der Schale mit sehr starken Vergrößerungen in vielen Fällen studiert ist.

Nicht unerwähnt will ich lassen, daß bei anderen Protozoen Cuticularbildungen beschrieben worden sind, die eine ähnliche wabige Struktur, wie die Calcitubaschale besitzen, ich erinnere nur an die Pellicula der Infusorien, die in zahlreichen Fällen einen alveolären Bau zeigt[2]), vielleicht ist auch die Felderung der Cuticula von Leptodiscus medusoides, die Hertwig[3]) beschreibt und die mosaikartige Zeichnung der Peridineenpanzerplatten auf die sekretorische Tätigkeit eines vacuolären Plasmas zurückzuführen.

Die Kerne.

Schon von Roboz hat einige Mitteilungen über die Kernverhältnisse der Calcituba gemacht. Er konnte in den einzelnen Kammern 4 oder 6—8 Kerne konstatieren; einkammerige Exemplare sollen nach ihm stets einkernig sein. Die Kerne selbst fand er immer nach dem bläschenförmigen Typus gebaut, das heißt mit Membran und einem deutlichen Kernkörperchen. So einfache Verhältnisse habe ich nun nicht finden können, wie im folgenden ausführlich dargelegt werden soll.

---

[1]) Dreyer, Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien usw. Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XXXVI. S. 396. 1892.

[2]) O. Bütschli, Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, S. 1258—1270. 1880.

[3]) R. Hertwig, Über Leptodiscus medusoides. Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XI. 1877.

Schon im Leben sind die Kerne der Calcituba als helle, scharfkonturierte Bläschen im roten Plasma zu erkennen, am deutlichsten bei flach ausgebreiteten Plasmodien, in denen man mit schwacher Vergrößerung häufig 50 und mehr Kerne zählen kann. Doch ist es unmöglich, eine feinere Struktur an denselben wahrzunehmen, ohne das Tier zu verletzen. Das Plasma ist ja mit Farbstoffen meist so erfüllt, daß diese schon ein genaueres Beobachten der Kerne unmöglich machen; außerdem ändern die letzteren fortwährend ihre Lage, da sie, wie wir gesehen haben, mit den Strömungen des Plasmas hin- und hergetragen werden, weshalb es unmöglich ist, bei stärkerer Vergrößerung einen bestimmten Kern längere Zeit zu verfolgen.

Beim Zerdrücken von Kammern gelingt es bisweilen, einzelne Kerne zu isolieren und vermag man dann eine undeutliche Struktur an ihnen zu erkennen; meistens sind es dunklere Granulationen im Inneren oder auch die Spuren eines Gerüstwerks, das optisch als Netzbild erscheint; indessen sind, wie gesagt, diese Strukturen nie deutlich ausgeprägt. Etwas schärfer treten dieselben zwar bei Essigsäurezusatz hervor, doch dauert dieser Prozeß nur kurze Zeit, da sich die Kerne sehr schnell auflösen.

Von einem genauen Studium der lebenden Kerne mußte ich demnach absehen und mich auf konserviertes Material beschränken.

Die nachfolgenden Beobachtungen sind an Exemplaren, die mit Sublimatalkohol fixiert und mit Boraxkarmin resp. Hämatoxylin gefärbt waren, gemacht worden. Es wurde stets eine größere Anzahl von Individuen zugleich fixiert und gefärbt, um ein möglichst gleichartig behandeltes Material zu erhalten. Alle an Totalpräperaten erhaltenen Resultate wurden an Schnittserien kontrolliert.

Zunächst ist zu bemerken, daß sich bezüglich der Zahl und Größe der in den einzelnen Kammern gelegenen Kerne kein gesetzmäßiges Verhalten auffinden läßt. Erstens findet man Kammern, in welchen ein einziger, ziemlich ansehnlicher Kern liegt (20—30 μ Durchmesser (Fig. 30); dann solche, die wenige (5—6) Kerne von ähnlicher Größe (Fig. 31), oder auch wenige Kerne von mittlerer Größe (15—20 μ) und eine größere Anzahl von ganz kleinen (3—5 μ) Kernen enthalten (Fig. 32). Schließlich kann eine große Zahl kleiner Kerne ziemlich gleichmäßig durch das Plasma verteilt sein (Fig. 33—35). So habe ich in einer kleinen Kammer auf einer Schnittserie über 500 Kerne gezählt (Fig. 35).

Die Größe der Kammern steht in keinem bestimmten Verhältnis zur Anzahl der Kerne; ich habe große Kammern mit wenigen (Fig. 31) und ganz kleine Kammern mit sehr vielen Kernen gefunden (Fig. 35) und umgekehrt. Ebenso wechselnd wie bei den ausgebildeten Tieren ist die Zahl der Kerne bei den Plasmodien. Man findet ein-, wenig- und mehrkernige Formen, selbst wenn die Fixierung sofort nach der Auswanderung des Plasmas aus der Kammer erfolgte, woraus folgt, daß bei den vielkernigen Plasmodien eine nachträgliche Vermehrung der Kerne nicht angenommen werden kann. Diese Variabilität der Kernverhältnisse bei den Plasmodien macht nun die Vorstellung, daß der Kern bei der Teilung des Plasmas innerhalb der Kammer als Attraktionszentrum fungiert, unmöglich; um so mehr als auch hier die Zahl der Kerne unabhängig von der Größe der Plasmodien, das heißt der Masse des abgeschnürten Plasmas ist.

Die geschilderten Verhältnisse der Kerne fanden sich in gleicher Weise bei Kammern von sternförmigen Individuen, bei solchen, die kranzförmig radiär angeordnet auf dem Algenfilz saßen und bei den abgebrochenen Stücken, die auf dem Boden des Gefäßes liegend ihre Kammermündungen verschlossen hatten.

Die einzige Gesetzmäßigkeit, die vorzuliegen scheint, besteht darin, daß die Kerne, wenn sie einzeln oder in geringer Anzahl in den Kammern vorkommen, größer sind, als wenn sie in großer Zahl vorhanden sind.

Obwohl ich eine große Menge von Kammern untersucht habe. konnte ich niemals auch nur die Andeutung einer Kernvermehrung durch Zweiteilung wahrnehmen: trotz eifrigen Suchens habe ich nicht ein einziges Mal eingeschnürte, hantelförmige Kernstadien gefunden. Dies führte mich auf den Gedanken, daß eine andere Art der Kernvermehrung vorliegen könne, was sich bei der Untersuchung mit starken Vergrößerungen nach langem, vergeblichen Mühen auch schließlich herausstellte. Im Folgenden gebe ich in Kürze eine Darstellung der hierauf bezüglichen Beobachtungen, indem ich eine genauere Erörterung dieser Verhältnisse und einen Vergleich derselben mit den Kernvermehrungsarten anderer Protozoen und der Metazoen auf meine Gesamtdarstellung der Foraminiferenorganisation verschiebe, in der die Kernverhältnisse aller untersuchter Foraminiferen im Zusammenhang behandelt werden sollen.

Bei starker Vergrößerung zeigt es sich, daß die einzelnen Kerne sehr verschiedenen Bau besitzen und läßt sich auf den ersten Blick ein genetischer Zusammenhang aller dieser Stadien nicht erkennen. Da es nun unmöglich ist, die Strukturveränderungen der Kerne im lebenden Organismus zu verfolgen und andererseits angenommen werden muß, daß alle Kerne dieselben Entwicklungsstadien durchlaufen, weil bei verschiedenen Individuen sich gleich strukturierte Stadien finden, so muß man zwischen den einzelnen differenten Stadien Übergangsformen zu finden suchen, um eine einheitliche Entwicklungsreihe der Kerne aufstellen zu können. Dies wird wesentlich dadurch erleichtert, daß in den einzelnen Kammern sich häufig Kerne zusammen vorfinden, die nur durch geringe Strukturdifferenzen unterschieden sind, während diese letzteren trotzdem genügen, um eine Beziehung zu andern Kernstadien herzustellen. Das Unsichere und Subjektive, das derartige Schlußfolgerungen naturgemäß haben, bin ich bemüht gewesen, durch Variieren der Untersuchung und häufige Wiederholung derselben an zahlreichem Material nach Möglichkeit zu eliminieren. Auf diese Weise wurde die im Folgenden zu schildernde Entwicklungsreihe der Kerne gewonnen.

In allen Stadien findet sich in den Kernen eine Substanz, welche sich mit den Kernfärbungsmitteln intensiv färbt — das Chromatin —, Kernsaft ist nicht in allen Fällen zu konstatieren. In gewissen Stadien findet man außer Chromatin und Kernsaft noch ein Gerüstwerk, welches aus ungefärbt bleibender, aber stärker als der Kernsaft das Licht brechender Substanz — Linin — besteht.

I. Stadium: Homogene, sich intensiv färbende, membranlose Kerne, von großer Gestaltsveränderlichkeit, Größe 2—10 μ (Fig. 37—42).

Dieses Stadium findet sich sehr häufig in den Kammern aller Individuen; ungefähr 30 % aller untersuchten Kerne zeigte den angedeuteten Bau. Weil die kleinsten Kerne (Fig. 37) sich auf diesem Stadium befinden, habe ich es als Ausgangspunkt der Beschreibung gewählt. Von einer Membran ist bei stärkster Vergrößerung nichts wahrzunehmen, sondern der Kern stellt einen intensiv und ganz gleichmäßig gefärbten Körper dar, an dem keinerlei Struktur wahrzunehmen ist. Im einfachsten Falle sind derartige Kerne kugelig (Fig. 37, 38), doch findet man sie selten in so regelmäßiger Form; meistens zeigen sie an ihrer Oberfläche spitz auslaufende Fortsätze, die mit rundlichen Einbuchtungen abwechseln (Fig. 39—42). Die große Ähnlichkeit dieser Bilder mit den amöboide Fortsätze aussendenden Zellkernen der Metazoen-

gewebe, wie sie Korschelt[1]) in seiner bekannten Abhandlung „Über die Morphologie und Physiologie des Zellkerns“ abbildet und beschreibt, veranlaßten mich, zu untersuchen, ob auch in unserem Falle sich vielleicht ähnliche Beziehungen des Kernes zum Plasma, wie sie Korschelt erwiesen hat, auffinden ließen. An gut gefärbten Schnitten überzeugt man sich leicht, daß in jeder Ausbuchtung des Kernes eine sie genau ausfüllende Vacuole des Plasmas liegt; es macht den Eindruck, als ob die rundlichen Vacuolen in die Kernsubstanz hineingedrückt wären. Oft kann man an demselben Kern sämtliche Grade der Ausbuchtung beobachten; an der einen Stelle liegt eine Vacuole der Kernoberfläche so dicht auf, daß sie schon einen flachen Eindruck hervorbringt (Fig. 40, 41), eine andere ist zur Hälfte in den Kern hineingerückt und schließlich findet man solche, die schon ringsum von gefärbter Kernsubstanz umgeben sind und tatsächlich innerhalb des Kernes liegen (Fig. 42). Diese Beobachtungen habe ich so häufig und in den feinsten Abstufungen gemacht, daß eine Täuschung ausgeschlossen ist, ebensowenig können es Kunstprodukte sein, da sich dieselben Bilder bei verschiedener Behandlungsweise wieder finden. Ob die Vacuolen des Plasmas durch amöboide Bewegungen des Kernes in denselben hineingezogen werden, oder ob dieselben nur durch die Plasmaströmung in die Kernsubstanz hineingedrückt sind, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls ist durch diese Beobachtungen die Möglichkeit erwiesen, daß Bestandteile des Plasmas in den Kern aufgenommen werden, ein Verhalten, das auch Korschelt[2]) für nicht unwahrscheinlich hält.

Brandt[3]) bildet bei Sphaerozum punctatum ähnliche homogene, membranlose Kerne ab, die durch Plasmavacuolen tief eingebuchtet sind, indessen scheint er die etwaigen Beziehungen der Vacuolen zu den Kernen nicht weiter verfolgt zu haben.

Unter den eben geschilderten Kernen findet man auch solche, die im Inneren schon mehrere Vacuolen enthalten, an der einen Seite aber noch Fortsätze zeigen, während die andere vollständig glatt ist (Fig. 42) und schließlich solche, die Vacuolen enthalten, aber schon ringsum eine glatte Oberfläche zeigen (Fig. 43). Die Gestalt der letzteren ist verschieden, kuglig, oval oder häufig scheibenförmig (Fig. 43*b*).

Es lassen sich demnach sämtliche Übergänge von homogenen, glattrandigen (Fig. 37, 38), durch ausgebuchtete, vacuolenlose (Fig. 39, 40), ausgebuchtete, vacuolenhaltige (Fig. 41, 42) bis zu vacuolenhaltigen, glattrandigen Kernen (Fig. 43) auffinden. Bei letzteren glaubt man bisweilen schon eine optisch differente Oberflächenschicht — Membran? — zu erkennen; jedenfalls verlaufen die Konturen derartiger Kerne sehr glatt und scharf abgesetzt gegen das Plasma. Während in den Anfangsstadien der Ausbuchtung die Kernsubstanz einen durchaus gleichartigen Eindruck macht, zeigen die Kerne, welche Vacuolen enthalten, häufig nicht mehr einen ganz homogenen Charakter; vielmehr kann man an einzelnen Stellen eine äußerst feine Körnelung bemerken. Diese Tatsache ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die mit den Vacuolen aufgenommene Flüssigkeit zwischen die vorher dicht aneinander gelagerten Chromatinpartikel eingedrungen ist und so die ganze Chromatinmasse aufgelockert hat. Indessen ist dies nur eine Annahme, während es feststeht, daß, je mehr Vacuolen sich im Kern befinden, desto deutlicher die Körnelung ist. — Die Abrundung der Kernoberfläche, die Ausbildung einer optisch differenten Oberflächenschicht, die Vacuolisierung des Kerninnern und die damit Hand in Hand gehende

---

[1]) E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbüch. Bd. IV. 1. Heft. 1889.
[2]) F. Korschelt, ebenda S. 114.
[3]) K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Berlin 1885.

deutlichere Körnelung führen durch ganz allmähliche Übergänge, die schon kurz angedeutet wurden, zu einem zweiten Kerntypus, der sich kurz folgendermaßen charakterisieren läßt:

II. Stadium: Kerne mit einem vacuolären (optisch als Netzwerk erscheinenden) Gerüstwerk, welches stärker lichtbrechend ist als der Kernsaft; in dem ersteren sind feine Chromatinkörnchen suspendiert; zarte Kernmembran vorhanden (Fig. 44—47).

Diese Stadien habe ich ebensohäufig, wie die vorigen gefunden; sie sind durchschnittlich etwas größer (5—17 μ). Die hauptsächlichsten Strukturveränderungen, die von der ersten Kernform zu dieser überleiten, sind schon erwähnt. Den überzeugendsten Beweis für den Zusammenhang beider Stadien bilden aber Kerne, bei welchen die eine Seite noch vollkommen homogen ist, während die andere schon den oben charakterisierten Bau zeigt (Fig. 44—45); in der Mitte gehen beide Strukturen ohne scharfe Grenze ineinander über; das Netzbild wird nach der homogenen Hälfte zu immer engmaschiger und undeutlicher, bis nur noch eine feine Körnelung und zuletzt auch diese nicht mehr zu erkennen ist. Zwischen diesem Kern und dem typischen zweiten Kernstadium vermitteln Formen, bei welchen nur ein kleiner Teil von feinkörnigem, dicht gelagertem Chromatin erfüllt ist, während der übrige Inhalt schon das Gerüstwerk zeigt. Mit allen diesen Übergangsstadien wird auch sukzessive die Membran deutlicher.

Ich glaube, daß die mitgeteilten Beobachtungen genügen, um folgende Vorstellung einigermaßen plausibel erscheinen zu lassen: In unserem Ausgangsstadium ist der Kern vollständig homogen, das Chromatin verdeckt die Gerüstsubstanz, das Linin, so vollständig, d. h. es ist so fein darin verteilt, daß die beiden Substanzen optisch nicht unterscheidbar sind. Nun wird Flüssigkeit mit den Vacuolen in die Kernsubstanz aufgenommen und diese verteilt sich in derselben zunächst so fein, daß eine gleichmäßige Auflockerung des Chromatins erfolgt, es werden Körnchen unterscheidbar. Dann aber sammelt sich die Flüssigkeit wieder in gleichmäßiger Weise in Form feinster Tröpfchen in dem Träger des Chromatins, dem Linin, an und vacuolisiert daher die ganze Kernmasse.

In dem die Flüssigkeitströpfchen trennenden Linin, das sich als solches durch sein etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen dokumentiert, sind die Chromatinkörnchen suspendiert.

Daß das erwähnte Kerngerüst vacuolärer und nicht spongiöser Natur ist, läßt sich bei der Kleinheit dieser Bildungen natürlich nicht mit Sicherheit entscheiden, weil ja beide Strukturen optisch das Bild eines Netzwerkes ergeben; indessen spricht die mitgeteilte Herleitung dieser Stadien von den homogenen Kernen durch Aufnahme von Plasmavacuolen zweifellos mehr für eine vacuoläre Struktur. — Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß die oberflächlichen, an die Membran anstoßenden Vacuolen des Kerns meistens radiär zum Zentrum des Kerns angeordnet sind und daher im optischen Durchschnitt das Bild eines regelmäßigen Alveorlarsaums ergeben (Fig. 46, 47).

Der Reichtum des Kerns an Chromatinkörnchen ist sehr verschieden; je weniger dicht dieselben liegen, desto deutlicher ist das Kerngerüst zu erkennen. Andererseits kann es aber vorkommen, daß bei sehr starker Zunahme des Chromatins dasselbe einen Teil des Liningerüstes vollkommen verdeckt; man bemerkt dann im Zentrum oder an die Membran angelegt eine grobkörnige, sich stark färbende Masse, die ziemlich scharf von dem vacuolären Teil des Kerns abgegrenzt sein kann und daher das Bild eines Nucleolus vortäuscht (Fig. 48). Derartige Kerne leiten nun zum nächstfolgenden Stadium über.

III. Stadium: Kerne, in welchen das Chromatin zu einem unregelmäßigen Klumpen verdichtet ist, welcher im Zentrum oder an einer Seite der Membran angeheftet liegt; von demselben gehen radiär nach allen Richtungen Lininfäden aus, die, den Kernraum durchsetzend, sich an die Membran anheften (Fig. 49, 50).

Den direkten Übergang vom vorigen Stadium bilden Kerne, in welchen das Chromatin so dicht gelagert ist, daß es den ganzen Kernraum erfüllt, bis auf die oberflächliche Vacuolenlage, die wie vorhin erwähnt, im optischen Durchschnitt das Bild eines regelmäßigen Alveolarsaums hervorbringt; diese Schicht ist von Chromatin frei (Fig. 49). Da, wie schon bemerkt, es sich nicht entscheiden läßt, ob dies Bild eines Alveolarsaums durch regelmäßig angeordnete Vacuolen oder durch ein fädiges Gerüstwerk bedingt ist, läßt sich über die Entstehung der auf diesem Stadium zweifellos fädigen Lininstruktur auch nichts Bestimmtes aussagen. Bei unserer Annahme eines vacuolären Baues läßt sich die Entstehung der Lininfäden nur so erkären, daß die zwischen drei benachbarten Vacuolen gelegenen Scheidewände so resorbiert werden, daß nur ein in der Mitte gelegener Faden oder Balken übrig bleibt. Indessen muß dies dahingestellt bleiben. Jedenfalls führen ganz allmähliche Übergänge von dem eben geschilderten Kern zu den typischen Kernen des III. Stadiums in der Weise, daß das Chromatin immer mehr zentralisiert oder lokalisiert wird und zuletzt im peripheren Teil nur noch Kernsaft und radiär vom Chromatin zur Membran verlaufende, chromatinlose Lininfäden übrig bleiben (Fig. 50).

Nun beginnt der umgekehrte Prozeß, nämlich die Teilung der zentralisierten Chromatinmasse und die Auseinanderlagerung an die Peripherie des Kernes, d. h. an die Membran. Von der lokalisierten Chromatinmasse begeben sich Körnchen auf den durch die Lininfäden gebildeten Bahnen nach der Membran und sammeln sich hier an den Anheftungsstellen der Lininfäden, miteinander verschmelzend, zu kugeligen Körpern an (Fig. 51—53); auf diese Weise wird das zentrale Chromatin immer geringer, während die peripheren nucleolenähnlichen Körper größer werden, bis schließlich alles Chromatin regelmäßig geteilt und an die Membran verlagert ist. Der eben geschilderte Vorgang ist von einer lückenlosen Reihe von Übergangsstadien abstrahiert und er führt zum

IV. Stadium: Kerne, in denen das Chromatin in Form homogener, kompakter Kugeln von verschiedener Größe (1—5 μ) und Zahl (20—100 und mehr) der Membran anliegt, während die zentrale Partie nur von farblosem, strukturlosem Kernsaft erfüllt ist. Auf diesem Stadium sind die größten Kerne zu finden (10—35 μ) (Fig. 54—55).

Die Vermittelung zwischem diesem und dem vorigen Stadium bilden Kerne, welche im Inneren noch einen größeren Chromatinklumpen von unregelmäßiger Gestalt enthalten, während in die von ihm ausstrahlenden Lininfäden schon Chromatinkörnchen eingelagert sind und an den Anheftungsstellen der Fäden an die Kernmembran sich schon kugelige Anhäufungen von Chromatin befinden (Fig. 51—53).

Die große Ähnlichkeit, welche die an der Membran liegenden Chromatinkugeln des IV. Stadiums mit den kleinsten frei im Plasma liegenden Kernen, von welchen wir bei unseren Betrachtungen ausgingen, in Größe und Gestalt zeigen, läßt auf einen Zusammenhang dieser beiden Stadien schließen. Und in der Tat zeigte es sich, daß die Kerne des ersten Stadiums aus denen des vierten durch Zerfall der letzteren entstehen. Die überzeugendsten Bilder liefern

Kerne, bei denen die eine Hälfte noch vollständig normal erscheint, d. h. die Chromatinkugeln liegen in regelmäßiger Weise an der Oberfläche einer von strukturlosem Inhalt erfüllten Höhle des Plasmas, die sich scharf gegen das Plasma absetzt, obwohl von einer doppeltkonturierten Membran nichts mehr zu bemerken. Die andere Hälfte zeigt nicht mehr die Abgrenzung gegen das Plasma, vielmehr ist hier das Vacuolenwerk des letzteren in den Kern eingedrungen und geht ganz allmählich in den farblosen Kernsaft der anderen Hälfte über: die Chromatinkugeln liegen schon unregelmäßig zerstreut zwischen den Vacuolen des Plasmas (Fig. 55). Derartige Erscheinungen habe ich so oft beobachtet, daß ein Zweifel an der normalen Natur dieser Art der Kernvermehrung ausgeschlossen ist. Nach den mitgeteilten Beobachtungen kann man nur annehmen, daß der Zerfall der Kerne durch die Auflösung der Membran herbeigeführt wird.

Eine der geschilderten ähnliche Art der Kernveränderung ist meines Wissens noch nicht bekannt geworden; wohl aber sind bereits mehrere Fälle von ähnlicher multipler Kernvermehrung beschrieben worden. Selbst bei Foraminiferen hat vor mir schon Hofer[1]) den Zerfall bläschenförmiger Kerne in zahlreiche Teilstücke beobachtet. Er schreibt über Polystomella: „Die Kerne zeigen meistens die Bläschenstruktur, bei einigen Individuen war aber ein Teil der Kerne in eine Unmenge kleiner scharf umgrenzter Körner zerfallen“. Hofer mutmaßt, daß derartige Polystomellen sich im Stadium der beginnenden Fortpflanzung befanden. In meiner nächsten Abhandlung über Polystomella crispa wird gezeigt werden, daß diese Mutmaßung richtig ist.

In neuester Zeit erschien eine große Monographie von Rhumbler[2]) über Saccammina sphaerica, in welcher dieser Autor die Kernvermehrung zwar nicht direkt hat ermitteln können, doch schließt er aus den Veränderungen des Kernes, daß auch bei dieser sandschaligen Foraminifere eine multiple Kernvermehrung wahrscheinlich sei. Nach meinen Untersuchungen an Saccammina, Storthosphaera und anderen sandschaligen Formen, die später publiziert werden sollen, hat sich Rhumblers Annahme bestätigt.

Auch bei allen anderen untersuchten Foraminiferen finde ich eine ähnliche Kernvermehrung, wie bei Calcituba, doch sind die Veränderungen, welche der Kern vor seinem Zerfall erleidet, bei den einzelnen Formen sehr verschieden und mannigfaltig, wie demnächst gezeigt werden soll.

Zum Schluß will ich noch erwähnen, daß die Kernteilung von Calcituba einige Ähnlichkeit mit der Kernvermehrung von Thalassicolla zu haben scheint, wie sie Hertwig[3]) zuerst beobachtet hat. Ursprünglich ist ein großer Kern mit einem verästelten Nucleolus vorhanden; der Nucleolus zerfällt in kleine Stücke; die Nucleolusstücke wandern aus in das Protoplasma und werden zu selbständigen Kernen[4]). Brandt[5]) hat später diese Schilderung im Wesentlichen bestätigt. Auf einen genaueren Vergleich werde ich erst nach Mitteilung meiner anderen Beobachtungen eingehen.

---

[1]) B. Hofer, Der Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XXIV. 1890.

[2]) L. Rhumbler, Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LVII. 1894.

[3]) R. Hertwig, Der Organismus der Radiolaren. Jena 1879.

[4]) R. Hertwig, ebenda S. 111.

[5]) K. Brandt, Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schleswig-Holsteiner Ärzte. 12. Heft. 3. Stück. 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf Calcituba polymorpha Roboz.

Fig. 1. Zwei ringförmig angeordnete Individuengruppen auf einem Algenfilzwerk sitzend, nach dem Leben in natürlicher Größe photographiert.

Fig. 2. Auf dem Rand des Algenfilzwerks sitzende Calcituben; die unregelmäßige Individuenreihe ist durch Verschmelzen zahlreicher Individuenkränze (Fig. 1) entstanden, wovon sich noch Spuren zeigen. Auf dem Algenfilzwerk sitzen isolierte sternförmige Individuen, die aus Plasmodien entstanden sind. In natürlicher Größe nach dem Leben photographiert.

Fig. 3. Ein sehr großes Plasmodium von Calcituba polymorpha mit vielen Kernen (*n*); nach dem Leben mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 4. Junge Calcituba, im Beginn der Schalenbildung. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 5—8. Optische Durchschnitte von Kammerscheidewänden.

Fig. 6. Scheidewand von ihrer Oberfläche gesehen.

Fig. 9. Einzelne Kammer, auf deren Grund ein uhrschälchenförmiges Gebilde sitzt, welches in der Weise entstanden ist, daß die Kammer nach ihrem Abbrechen von einem größeren mehrkammerigen Individuum, die Spitze der benachbarten Kammer, welche stecken geblieben war, zubaute.

Fig. 10. Partie eines großen Calcituba-Individuums; die roten Striche deuten die in einer Woche hinzugewachsenen Röhrenteile an.

Fig. 11 – 16. Die Teilung eines Plasmodiums und die Gestaltsveränderungen der Teilstücke während eines Tages.

Fig. 17. Sternförmiges Individuum von Calcituba, aus einem Plasmodium entstanden. Auf dem Algenflechtwerk sitzend.

Fig. 18. Calcituba in Fortpflanzung durch Plasmodienbildung begriffen. Nach dem Leben mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 19. Schnitt durch eine mit Sublimatalkohol fixierte und mit Hämatoxylin gefärbte Kammer; zeigt an der Einschnürung die fibrillär-vacuoläre Plasmastruktur und den allmählichen Übergang in die regulär wabige Beschaffenheit des Plasmas, in der Mitte der Kammer. *n*, Kerne vom Typus I.

Fig. 20*a*. Kleine Partie aus dem regelmäßig vacuolären Teil der vorigen Figur bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 20*b*. Kleine Partie aus dem fibrillär wabigen Teil desselben Schnittes bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 21. Teile von Pseudopodien nach dem Leben.

- *a*, dünner Endfaden eines Pseudopodiums.
  - *f*, stärker lichtbrechender zentraler Teil;
  - *s*, hyaliner Saum;
  - *k*, Körnchen.
- *b*, schwimmhautartige Verbreiterung zwischen zwei Pseudopodien.
  - *v*, spindelförmige Anschwellungen, bei Erschütterung an den Pseudopodien entstanden;
  - *f*, dünner, stärker lichtbrechender Verbindungsfaden zwischen den Pseudopodienanschwellungen;
  - *c*, Plasmakugel durch Zerreißen des Verbindungsfadens aus der spindelförmigen Anschwellung eines Pseudopodiums entstanden.

Fig. 22—25. Struktur der Schale. Fig. 22, von der Oberfläche gesehen; Fig. 23, Streifung der Schalenoberfläche durch In-die-Länge-Ziehen von Maschen entstanden; Fig. 24, Schalenquerschnitt; Fig. 25, leistenförmige Verdickung an einer Schaleneinschnürung.

Fig. 26—29. Schemata der Plasmaströmung; rote Pfeile deuten die Richtung der tiefen, schwarze die der oberflächlichen Strömung an. Bei starker Vergrößerung (1000/1) mit dem Zeichenapparat entworfen und verkleinert abgebildet.

Fig. 26. Einfache Rotation des Plasmas in einer gänzlich gefüllten Kammer.

Fig. 27. Springbrunnenartige Rotation des Plasmas.

Fig. 28. Eine Kammer, in der beide Rotationen nebeneinander vorkommen; die springbrunnenartige Rotation führt hier zu einer Vorwärtsbewegung des Plasmas, indem die Strömung nicht überall mit gleicher Geschwindigkeit verläuft. Die Länge der Pfeile ist der Geschwindigkeit der Plasmaströmung proportional; bei *a* größte Verlangsamung des Oberflächenstromes.

Fig. 29. Rotation einer Kammer, in welcher das Plasma nur einen dünnen Wandbelag bildet, *r*, dünne Verbindungsstränge, die den inneren Hohlraum durchsetzen.

Fig. 30—31. Verschiedene Kammern von Calcituba mit Kernen (*n*), alle bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat entworfen.

Tafel II.

Fig. 32—35. Verschiedene Kammern von Calcituba mit Kernen (*n*).

Diese und alle folgenden Figuren sind nach Präparaten, die mit Sublimatalkohol fixiert und mit Boraxkarmin gefärbt wurden, gezeichnet.

Fig. 36. Plasmodium mit mehreren Kernen (*n*).

Fig. 37—56. Kerne von Calcituba polymorpha, meist mit einem kleinen Teil des umgebenden Plasmas.

Fig. 37—42. Erstes Stadium.
Fig. 43—45. Übergang zum zweiten Stadium.
Fig. 46—47. Zweites Stadium.
Fig. 48—49. Übergänge zum dritten Stadium.
Fig. 50. Drittes Stadium.
Fig. 51—53. Übergänge zum vierten Stadium.
Fig. 54—55. Viertes Stadium.
Fig. 56. Kern in Vermehrung begriffen.

Fig. 37—56 bei Zeiß' apochr. Obj. 2 mm, Brw. Ap. 1,30 und dem Kompensationsocular 12 mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.

Myxotheca arenilega nov. gen. nov. spec.

Ein neuer mariner Rhizopode.

Mit Tafel III.

Im Frühling dieses Jahres hatte ich einige Gläser mit lebenden marinen Rhizopoden, die von Herrn Kossel, dem Leiter der Fangstation des Berliner Aquariums zu Rovigno gesammelt waren, auf meinem Arbeitstisch zur Verfügung. Unter zahlreichen Foraminiferen und anderen Protozoen, die an den Glaswänden saßen, fiel ein Organismus, schon bei der Betrachtung mit bloßem Auge, durch seine gewaltigen Pseudopodien auf: von einem roten Pünktchen, von der Größe eines Stecknadelkopfes, strahlten allseitig, mehrere Zentimeter lange Pseudopodienbüschel aus. Bei genauerer Untersuchung stellte es sich heraus, daß es eine, meines Wissens, bisher noch nicht beschriebene Form ist, die des Interessanten genug bietet, um genau studiert zu werden.

Kurz charakterisieren läßt sich der Organismus als *ein amöbenartig seine Gestalt veränderndes Plasmaklümpchen, allseitig von einer gallertigen Hülle umschlossen, die nackt sein kann oder auf ihrer Außenfläche Sandkörnchen und andere Fremdkörper aufklebt*; *ferner besitzt er retikuläre Pseudopodien, die an beliebigen Stellen die Hülle durchbrechen können und einen durch seine Größe (39—75 μ) ausgezeichneten Kern.*

Da die eigentümlichste Eigenschaft, die diesen Rhizopoden charakterisiert, die in der Regel sandtragende Gallerthülle ist, so schlage ich für ihn den Namen Myxotheca arenilega vor.

Bevor ich an die genauere Beschreibung des Tieres gehe, möchte ich auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. F. E. Schulze, sowie Herrn Professor Dr. C. Heider für die mir in reichstem Maße erwiesene Anregung und Belehrung meinen aufrichtigsten Dank sagen.

In meinen Gläsern fanden sich ungefähr 30 Exemplare der Myxotheca. Zur Untersuchung des lebenden Tieres benutzte ich das, von F. E. Schulze konstruierte, Horizontalmikroskop nebst dazu gehörigem Deckglasaquarium, das ich allen Rhizopodenforschern aufs angelegentlichste empfehlen kann. Dasselbe wurde schon früher im hiesigen Institut von Maas[1]) zur Beobachtung der lebenden Spongillalarve mit Erfolg angewandt. Der größte Vorteil, den das Instrument bietet, besteht darin, daß man die Tiere lange Zeit unter fast natürlichen Lebensbedingungen erhalten und beobachten kann, was keine feuchte Kammer zu leisten vermag.

---

[1]) O. Maas, Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXX. S. 529—530.

Eine eingehende Beschreibung und Würdigung des Apparates hat Schiefferdecker[1]) gegeben; fabriziert und auf Lager gehalten wird er von der Firma Klönne und Müller, Berlin N., Luisenstraße.

Ein Teil der zu beschreibenden Tiere wurde in konserviertem Zustande untersucht und wurden zur Fixierung, die in einem Uhrschälchen vorgenommen wurde, folgende Flüßigkeiten angewandt: Alkohol absolutus, erwärmte wässerige Sublimatlösung oder, was ich sehr empfehlen kann, eine Mischung dieser Sublimatlösung mit dem doppelten Quantum absoluten Alkohols, wobei der Alkohol das Eindringen der Flüssigkeit beschleunigt, während das Sublimat ausgezeichnet den Kern konserviert; außerdem wurde 1 $^0/_0$ige Osmiumsäure benutzt. Gefärbt wurden die Objekte sowohl total, als in Schnittserien zerlegt, mit Hämatoxylin, Boraxkarmin, Eosin, Safranin, Orcein usw. — Außer aus Rovigno habe ich auch aus Neapel unter anderen konservierten Rhizopoden vier Exemplare der Myxotheca arenilega erhalten.

1. Körpergestalt.

Wie schon oben bemerkt, kann das Tier seine Gestalt verändern. Im Ruhezustand findet man es meist mit breiter Basis an der Glaswand des Aquariums oder auf Algen, in Gestalt einer unregelmäßigen Halbkugel, sitzend (Fig. 1). Beim Kriechen vermag es sich aber beträchtlich in die Länge zu ziehen, oft um das Dreifache seines ursprünglichen Durchmessers: es treten dann an der Peripherie lappenförmige Ausbuchtungen auf, die mit tiefen Einziehungen abwechseln (Fig. 2); letztere können sogar bis über die Mitte des Tieres eindringen (Fig. 4). Am meisten erinnern diese stumpfen Lappen an die bruchsackförmigen Ausbuchtungen, die Greeff[2]) bei seiner Pelomyxa und Amoeba terricola beschreibt. Wenn das Gefäß, in dem sich das Tier befindet, ruhig steht, erfolgen diese Gestaltsveränderungen nur sehr langsam; man kann oft eine Stunde vor dem Aquarium sitzen, ohne eine deutliche Veränderung zu bemerken; nur ganz allmählich werden die Lappen vorgeschoben. Wenn man dagegen das Wasser stark erschüttert, so zieht sich der Körper schnell zusammen und sucht die Kugelgestalt anzunehmen, wobei er dann von der vertikalen Glaswand abfällt. Demnach scheint die Grundform des Körpers homaxon, kugelig zu sein, wenn auch die Art der Anheftung deutlich das Streben nach Ausbildung einer Hauptachse des Körpers zeigt. Die Größe des Tieres schwankt zwischen 0,16 und 0,56 mm.

2. Die Gallerthülle.

Der ganze Plasmakörper wird, wie es schon kurz bemerkt wurde, von einer gallertigen Hülle bedeckt; dieselbe besitzt keine persistierende Öffnung für den Durchtritt der Pseudopodien, sondern überzieht kontinuierlich die ganze Oberfläche des Weichkörpers; die Pseudopodien können an beliebigen Stellen, wie bei der Amphizonella[3]) Greeffs die Gallerte durchbrechen. Dies Verhalten kann man zwar schon am lebenden Tier beobachten, doch ist das Bild

---

[1]) P. Schiefferdecker, Mitteilungen von der Ausstellung wissenschaftlicher Apparate auf der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. IV. 1887. S. 318ff.

[2]) R. Greeff, Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. X. S. 51 und ibid. II. S. 299.

[3]) R. Greeff, Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. II. S. 299.

nicht so klar, wie es wünschenswert wäre, weil die Gallerte und die Pseudopodien annähernd dieselbe Färbung und dasselbe Lichtbrechungsvermögen zeigen. Um diese Frage sicher zu entscheiden, fixierte ich ein Tier, nachdem es sich in der Uhrschale beruhigt und ein reiches Pseudopodiennetz entwickelt hatte, durch Überraschung mit Osmiumsäure und zerlegte es in eine Schnittserie. Da zeigte es sich, daß an vielen Stellen die farblos gebliebene Gallerthülle von Strängen dunkel gefärbten Protoplasmas durchsetzt wurde. Wenn ich dagegen das Tier sofort nach dem Herausfangen, in kontrahiertem Zustande fixierte, fand ich auf keinem Schnitt die Kontinuität der Gallertschicht gestört. — Da die Hülle im Leben eine weiche Konsistenz besitzt, so liegt sie dem Plasma meistens dicht auf und folgt auch allen Bewegungen des Weichkörpers; wie Fig. 4 zeigt, dringt sie mit einer Einziehung des Plasmas bis über die Mitte des Körpers ein. Die Biegsamkeit der Schale ist natürlich am größten in den Fällen, wo die Oberfläche vollkommen frei von Fremdkörpern ist (Fig. 4 und 7). Die Hülle setzt sich dann mit scharfem Kontur gegen das sie umgebende Medium ab. Von diesem einfachsten Verhalten können sämtliche Übergänge bis zur Ausbildung einer monaxonen Sandschale verfolgt werden. Zunächst findet man Formen, bei denen an einzelnen Stellen der Oberfläche Sandkörnchen, Algen, Detritus und andere Fremdkörper haften bleiben, aber so locker, daß sie bei der geringsten störenden Bewegung abfallen. Dieses Bekleben mit Fremdkörpern kann nun stärker werden, so stark, daß die ganze freie, das heißt nicht angeheftete Oberfläche des Tieres mit einer dicken Sandhülle belegt ist; doch ist die Verkittung mit der Gallerte noch zu locker, um den amöboiden Bewegungen die Wage zu halten; da sieht man dann an den Stellen, die bei der Bewegung und Gestaltveränderung am meisten der Dehnung und Zerrung ausgesetzt sind, den Sand abfallen und die nackte Hülle zutage treten (Fig. 2). Wenn man andererseits ein ausgebreitetes Tier mit so beschaffener Sandhülle durch Erschüttern zu energischer Kontraktion zwingt, sieht man häufig wahre Sandregen herabrieseln. Schließlich habe ich ein Exemplar gefunden, bei dem die Sandhülle so fest geworden war, daß sie nicht mehr den Bewegungen des Weichkörpers folgte. Das Tier saß auf einer Ulva und wurde mit dieser Unterlage fixiert. Fig. 3 stellt einen Vertikalschnitt durch dasselbe dar; da sieht man, daß die ganze dorsale Seite mit Sandkörnern beklebt ist, während die der Ulva aufliegende Basis vollständig frei bleibt. Der Weichkörper hat sich von dem dorsalen Teil der Schale zurückgezogen, offenbar weil die Unterseite derselben noch ausdehnbar war und eine seitliche Ausbreitung des Plasmas bis zu einem gewissen Grade gestattete; für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht auch die Tatsache, daß auf der Unterseite die Schale viel dünner ist, als auf der oberen sandbedeckten Seite. Letztere steht, wie die Figur zeigt, durch zarte kegelförmige Fortsätze, die aus fein granuliertem Plasma bestehen, mit dem Weichkörper in Verbindung. Wenn nun in einem solchen Falle das Tier abstirbt und der Weichkörper nebst Gallerthülle maceriert, so muß eine vollständig monaxone Sandschale von unregelmäßig halbkugeliger Gestalt, mit weiter Mündungsöffnung zurückbleiben. Indessen habe ich niemals derartige leere Schalen auf dem Boden meiner Gefäße oder auf Ulven gefunden; vielmehr erfolgte in den Fällen, wo ich das Absterben des Tieres beobachtete, schon nach einer Zeit von zirka zwei Wochen ein vollständiger Zerfall der Sandschale und Auflösung der Gallerthülle. Die Auflösung des Protoplasmas dauerte ungefähr fünf Tage, doch trugen meistens zur Beschleunigung dieses Vorganges zahlreiche Algensporen und hypotriche Infusorien bei, die oft in unglaublich kurzer Zeit den abgestorbenen Weichkörper entfernten. Inzwischen hat schon die Maceration der Gallerthülle begonnen, und zwar zunächst an der Oberfläche, wobei dann der Sand abfällt, doch dringt sie immer weiter vor, bis nichts mehr vorhanden ist und nur noch ein Häufchen

grüner Algen, die sich aus den Schwärmern entwickelt haben, andeutet, wo das Tier einst gesessen hatte.

Eine besondere Auswahl des Bedeckungsmaterials scheint nicht getroffen zu werden: wenn Quarzsandkörner am häufigsten zur Verwendung gelangen, so liegt das wohl zumeist daran, daß den Tieren auf ihren Wanderungen dieses Material am häufigsten begegnet: außerdem habe ich die verschiedensten Fremdkörper, wie Schwammnadeln, Diatomeenschalen, Bruchstücke von Foraminiferenschalen, Algenfäden, Detritus und Anderes gefunden.

Die Bildung der Schale aus diesen Fremdkörpern erfolgt nur durch Aufkleben auf die Hülle von außen, was ich direkt beobachten konnte; ich brachte nämlich in der Nähe eines Tieres einige Glassplitter auf den, die Glaswand bedeckenden, organischen Schlamm; als das Tier nun beim Weiterkriechen daran stieß, blieben die Splitter am Rande kleben und wurden mit fortgeschoben; nach einiger Zeit waren dieselben durch die amöboide Bewegung des Tieres bereits bis auf die dorsale Seite verlagert.

Die Dicke der Gallerthülle ist sehr verschieden, die Extreme, die ich gefunden habe, waren 2,17 und 14,28 μ. Im Allgemeinen scheint sie um so dünner zu sein, je größer die Form ist und je dicker die Sandhülle wird, was wohl damit zu erklären ist, daß ein Teil der Gallerte zur Verklebung der Sandkörner verbraucht wird, oder auch bei Abfallen derselben mit verloren geht; indessen habe ich auch einige Ausnahmen von diesem Verhältnis gefunden, wie die am Schluß aufgestellte Maßtabelle zeigt.

Im Leben ist die Gallerthülle vollständig homogen, von hellgelblicher Farbe, stark glänzend und daher nicht so durchsichtig, wie die Gallerthüllen mancher Heliozoen, die wie bei Nuclearia oder Heterophrys so ähnliches Lichtbrechungsvermögen mit dem Wasser haben, daß ihr Vorhandensein nur durch die aufliegenden Fremdkörper konstatiert wird. Bei der Myxotheca ist sie sowohl gegen das Wasser, als gegen das Protoplasma äußerst scharf abgegrenzt. Ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen scheint auf eine zähflüssige Konsistenz hinzuweisen. Bei der Konservierung mit Alkohol absolutus, Sublimat, Osmiumsäure bleibt die Gallerthülle auch homogen und strukturlos; mit Boraxkarmin färbt sie sich merkwürdigerweise etwas stärker gelb als ihre Naturfarbe ist. Safranin und Eosin färben sie sehr intensiv rot, ebenso Hämatoxylin (blau), weit dunkler als das Plasma, wenn ohne Ausziehen der Farbe mit salzsaurem Alkohol gefärbt wird.

Mit Orcein, einem in der pathologischen Histologie[1]) gebräuchlichen Farbstoff, der als Reagens für gallertige Kolloidsubstanzen angewandt wird, blieb die Gallerthülle der Myxotheca fast farblos. Ferner brachten weder schwache noch konzentrierte Essigsäure irgendwelche Wirkung hervor, ebensowenig verdünnte Schwefelsäure und Kalilauge. Erst in heißer konzentrierter Schwefelsäure wurde die Substanz gelöst; daraus schließe ich, daß die Hülle der Myxotheca eine dem Chitin nahestehende Substanz ist. Dieselbe scheint aber reichlich mit Eiweißstoffen durchtränkt zu sein, worauf, außer der weichen Konsistenz im Leben, die leichte Färbbarkeit mit Hämatoxylin und Safranin in konzentriertem Zustand hinweist.

Bei sehr starker Färbung mit Hämatoxylin zeigt die Hülle deutlich eine lamellöse Struktur; dunkler und heller gefärbte Schichten, die übrigens sehr unregelmäßig verlaufen können, wechseln miteinander ab (Fig. 3). Ob diese Struktur durch periodische Abscheidung der Gallerte von Protoplasma hervorgerufen ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

---

[1]) O. Israel, Practicum der pathologischen Histologie. Berlin 1893 und Virchows Archiv. Bd. CV. S. 169.

3. Das Protoplasma.

Die meisten Exemplare der Myxotheca hatten im Leben eine wundervoll rote Farbe, so leuchtend, wie ich es noch bei keinem Rhizopoden gesehen hatte; auf Fig. 1 habe ich versucht, den Farbenton, der dem Pompejanischen Rot am nächsten steht, naturgetreu wiederzugeben. Der Farbe liegt ein äußerst feinkörniges Pigment zugrunde, das im ganzen Plasma des Tieres verteilt liegt, aber in der Außenzone des Weichkörpers, wenigstens an konservierten Tieren, am dichtesten gefunden wird; bei langer Behandlung mit absolutem Alkohol löst es sich auf. Nur bei zwei der von mir untersuchten Exemplare fehlte dieser Farbstoff, und sie hatten die bei Foraminiferen verbreitete, gelbgrüne Plasmafärbung.

Bei durchfallendem Licht erscheint das Plasma des lebenden Tieres mit stark glänzenden Körnchen dicht erfüllt und diese granulierte Struktur findet sich bis zum Außenrande des Plasmas ganz gleichmäßig, so daß also von einer Sonderung von Ento- und Ektoplasma keine Rede ist.

In konserviertem Zustand zeigt das Plasma eine etwas andere Struktur; auf dünnen Schnitten und bei der Betrachtung mit starken Linsen zeigt sich ein äußerst deutliches Gerüst; die Fäden desselben erscheinen etwas stärker lichtbrechend als die zwischen ihnen befindliche Flüssigkeit. In den Ecken der Maschen befinden sich kleine stärker lichtbrechende Körnchen; in den Maschenräumen liegen meistens größere kugelige oder unregelmäßige, stark glänzende Körper, die sich mit Osmiumsäure schwarz färben und wohl fettähnliche Reservestoffe sein möchten; außerdem finden sich noch andere kugel- oder stäbchenförmige Gebilde, die ungefärbt blieben aber sehr schwarz konturiert sind. Wahrscheinlich sind sie identisch mit den von Bütschli[1]) als Spaltungsprodukte des Stoffwechsels beschriebenen Gebilden, die Entz[2]) genauer als Harnkonkretionen in Anspruch nimmt.

Außer diesen, dem Stoffwechsel des Protoplasmas angehörenden Körpern, finden sich auch von außen aufgenommene Einschlüsse, meistens Nahrungskörper, doch lange nicht so zahlreich wie bei anderen Foraminiferen, da nur kleine Gebilde in das Innere des Weichkörpers aufgenommen werden, während größere Nahrungsstücke, außerhalb der Gallerthülle, von den Pseudopodien umflossen und verdaut werden. Am häufigsten findet man einzellige Algen und Schwärmsporen höherer Algen in halb oder ganz verdautem Zustand im Plasma, doch nicht einfach eingebettet, sondern stets von einem hellen Hof umgeben, also in einer sogenannten Nahrungsvacuole. Kontraktile oder größere Flüssigkeitsvacuolen habe ich nie gefunden, nur der Kern liegt stets in einer scharf abgegrenzten, mit farbloser Flüssigkeit erfüllten Vacuole.

Die Pseudopodien, die allseitig vom Körper ausstrahlen können, doch meistens einzelne größere Büschel bilden (Fig. 1), fallen durch ihre enorme Länge auf; 4—5 cm weit habe ich sie oft verfolgen können und sind sie demnach 80—100mal so lang als der Durchmesser des Tieres beträgt; natürlich sind die Endausläufer sehr dünn und meist nur schwer bis ans Ende zu verfolgen. Von dem Durchbrechen der Gallerthülle ist schon bei Besprechung der letzteren die Rede gewesen. Die Form der Pseudopodien zeigt Fig. 1; es sind typische retikuläre Pseudopodien mit lebhafter Körnchenströmung, wie sie sich bei den meisten Foraminiferen finden und kann ich in bezug hierauf nur auf die klassische Beschreibung die Max Schultze[3])

[1]) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle und die Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. der Senckenbergschen naturforschenden Gesellschaft. Bd. X. 1876. S. 421.

[2]) Géza Entz, Studien über Protisten. Budapest 1888. S. 286.

[3]) Max Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig 1863. S. 11.

von den Foraminiferenpseudopodien gibt, verweisen. Abweichend ist nur, daß sich an der Basis oft große, einer Schwimmhaut ähnliche Lappen bilden, wie dies Fig. 1 rechts zeigt. Außerdem konnte ich mich oft nicht des Eindruckes erwehren, daß die Pseudopodien sich in das Innere des Weichkörpers hinein fortsetzten, während doch das rasche Strömen der Körnchen auf eine flüssige Konsistenz hinweist. Indessen ist dies vielleicht so zu erklären, daß die Mitte des Fadens von etwas zäherem Protoplasma gebildet wird, wofür auch die Art, wie die Pseudopodien mitunter eingezogen werden, spricht. Wenn man das Glas, in dem sich die Tiere befinden, erschüttert, lösen sich die Pseudopodien von der Glaswand los und ziehen sich unter spiraligen Windungen zusammen; es bilden sich dann oft unentwirrbare Knäuel von Plasmafäden. Ein ähnliches Verhalten ist schon von den Pseudopodien der Cyphoderia durch Hertwig und Lesser[1]) bekannt geworden; ein derartiges spiraliges Zusammenziehen vermag ich mir aber ohne Annahme eines inneren kontraktilen Achsenfadens nicht zu erklären.

Ich möchte an dieser Stelle noch meine Beobachtungen über einige Lebenserscheinungen des Tieres einfügen. Obwohl der ganze Weichkörper seine Gestalt verändern kann, so erfolgen die Kontraktionen desselben doch zu träge, um bei der Bewegung eine wesentliche Rolle zu spielen, sondern dieselbe wird hauptsächlich durch die Pseudopodien bewerkstelligt, und steht die Größe derselben auch im Verhältnis zur Schnelligkeit der Bewegung; so habe ich einzelne Tiere die ganze Breite des Deckglasaquariums, das ist eine Strecke von 10 cm, in zirka zwei Stunden zurücklegen sehen, was für einen Rhizopoden schon eine bedeutende Schnelligkeit ist. Bei so intensiver Bewegung wurden meist nur zwei riesige Pseudopodienbüschel gebildet, die auf entgegengesetzten Seiten des Tieres ausstrahlten und zusammen eine grade Linie bildeten, auf der das Tier dann, wie an einem Seile hinzugleiten schien.

Ich will auch bemerken, das Myxotheca positiv heliotropisch ist; wenn man nämlich das Aquarium auf einer Seite mit einer schwarzen Platte verdunkelt, findet man nach einiger Zeit sämtliche Tiere auf der dem Lichte zugewandten Seite.

Von den pflanzlichen Nahrungsstoffen der Myxotheca ist schon bei Besprechung der Plasmaeinschlüsse die Rede gewesen, doch ist dies nicht die einzige Nahrung. Mehrere Male habe ich beobachten können, daß Nauplien und selbst ausgewachsene Exemplare der Copepodengattung Temora sich in den Pseudopodien verwickelten, und trotz des lebhaftesten Sträubens nicht wieder frei kommen konnten; vielmehr floß auf den hierdurch entstandenen Reiz reichliches Protoplasma zu der Stelle hin und hüllte den Krebs ein; nach einiger Zeit fand ich dann nur den leeren Chitinpanzer des Krebses vor.

4. Der Kern.

Alle von mir untersuchten Tiere besaßen einen Kern. Derselbe ist am lebenden Tier, bei durchfallendem Licht als weißlicher, stark lichtbrechender, in der Mitte etwas dunkler erscheinender Körper zu erkennen. Im Ruhezustand besitzt er Kugelgestalt und liegt häufig der an der Glaswand festgehefteten Fläche des Tieres sehr nahe, in welchen Fällen er dann im lebenden Tiere am deutlichsten zu erkennen ist; doch vermag er seine Lage zu verändern und im Plasma umherzuwandern; ob dies eine aktive oder passive Bewegung ist, kann ich nicht entscheiden.

---

[1]) R. Hertwig und E. Lesser, Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. X. Suppl.

Der Durchmesser des Kernes schwankt bei den von mir gemessenen Exemplaren zwischen 33 und 75,9 μ, eine für Rhizopodenkerne bedeutende Größe. Die Größe derselben scheint im Verhältnis zur Größe des ganzen Tieres zu stehen, wie die Maßtabelle, wenn auch nicht ausnahmslos zeigt.

Bei konservierten Exemplaren liegt, wie oben schon bemerkt, der Kern stets in einer mit farbloser Flüssigkeit gefüllten Vacuole, bald in der Mitte derselben schwebend, bald einer Wand sich anlehnend. Ich kann nicht annehmen, daß diese Bildung ein Kunstprodukt ist, da sie sich bei allen von mir angewandten Fixierungsmethoden vorfindet. Der Raum zwischen dem Kern und der Vacuolenwand ist durchschnittlich 4—5 μ breit. In einigen Fällen habe ich auf feinen Schnitten eine hyaline, vom Plasma nach innen von der Vacuolenwand abgeschiedene Schicht gefunden, deren Bedeutung ich nicht verstehe.

Der Kern selbst besteht aus drei ineinander liegenden Kugeln, die mehr oder minder konzentrisch sind und aus drei verschiedenen Substanzen zu bestehen scheinen, zum mindesten aber verschiedene Konsistenz besitzen, weil sie äußerst scharf gegeneinander abgegrenzt sind. Auf Äquatorialschnitten erhält man dann Bilder, wie sie in Fig. 5 und 6 gezeichnet sind, eine zentrale Scheibe wird von zwei Ringen von verschiedener Breite umgeben. Ich betrachte zunächst die feinere Struktur des in Fig. 5 gezeichneten Kernes, der die von mir am häufigsten gefundene Form darstellt und mithin wohl typisch ist. Die den äußeren Ring bildende Schicht ist stark glänzend und daher auch sehr scharf doppelt konturiert, sie erscheint bei den stärksten Vergrößerungen vollkommen homogen und strukturlos und färbt sich mit keinem der angewandten Farbstoffe. Trotz der ungewöhnlichen Dicke von 2—4,7 μ ist diese Schicht wohl als Kernmembran aufzufassen.

Die nächste Schicht ist dicker als die Membran und zeichnet sich dadurch aus, daß sie sich mit allen Kernfärbemitteln intensiv färbt, also wohl hauptsächlich aus Chromatin besteht. In einer Grundsubstanz, die etwas stärker lichtbrechend ist als die innerste Kugel des Kernes und sehr scharf gegen dieselbe sich abgrenzt, sind dichte Chromatinkörnchen von verschiedener Größe und meist kugeliger Gestalt angehäuft. Die kleinsten Partikel standen an der Grenze des Wahrnehmbaren, während die größten 1,52 μ maßen. Eine feinere Struktur derselben konnte ich ebensowenig wie bei der Grundsubstanz erkennen. Die Dicke dieser Schicht vermag mit der Größe des Kernes von 6,5 bis auf 21,7 μ zu steigen.

Die innerste Schicht des Kernes bleibt vollständig ungefärbt und erscheint bei schwacher Vergrößerung fein granuliert, nur wenige größere und stärker lichtbrechende Kügelchen finden sich vor. Bei Betrachtung mit sehr starken Linsen zeigt es sich, daß die feinen Körnchen, die das Bild granuliert erscheinen ließen, durch äußerst zarte Fäden zu einem engmaschigen Netz verbunden sind. Die größeren stark lichtbrechenden Kugeln, die vielleicht als Nucleolen anzusprechen sind, finden sich häufig in Gruppen von drei und vier nahe zusammengelagert, ähnlich wie dies Rhumbler[1]) bei den Binnenkörpern der Saccammina zeichnet.

Der Durchmesser dieser innersten Kernschicht schwankt zwischen 21,7 und 28 μ.

Den eben geschilderten Bau des Kernes zeigten alle untersuchten Exemplare, bis auf zwei, die ein etwas abweichendes Bild lieferten; dasselbe ist in Fig. 6 wiedergegeben. Der Kern liegt auch hier in einer Vacuole, auf einer Seite der Wand derselben dicht angelehnt.

---

[1]) L. Rhumbler, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoa und im Keimbläschen der Metazoa vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LVI. 1893. S. 329 ff.

Der Äquatorialschnitt zeigt wieder dieselbe Zusammensetzung aus drei Schichten. Ebenso bietet die Kernmembran keine Unterschiede. Dagegen hat sich die Chromatinschicht beträchtlich auf Kosten der inneren Kugel vergrößert (cf. die Maßtabelle Nr. 10), womit wohl im Zusammenhang steht, daß die Chromatinkörper viel lockerer angeordnet sind; dieselben zeigen auch eine andere Form; sie haben sich nämlich an vielen Stellen zu unregelmäßigen Balken und Fäden zusammengelegt und man kann an zahlreichen derartigen Fäden noch deutlich die Zusammensetzung aus kugeligen Körpern erkennen. Viele dieser Gebilde sind verästelt und ist damit wohl der Beginn zur Bildung eines zusammenhängenden Gerüstes gegeben. Auch auf diesem Schnitte vermochte ich keine Struktur der Grundsubstanz dieser Schicht zu erkennen. Das Netzwerk, das die innere Kugel erfüllt, ist hier grobmaschiger, während die nucleolenähnlichen Körper sehr klein sind. Ob die Auflockerung der Chromatinschicht und die Erweiterung der Maschenräume des inneren Netzwerkes durch Eintreten von Flüssigkeit oder auf irgendwelche andere Weise geschehen ist, vermag ich nicht zu sagen, da ich nicht einmal weiß, ob dieser Zustand des Kernes ein primärer oder sekundärer ist.

Leider ist es mir nicht gelungen in der Rhizopodenliteratur eine dem Kern der Myxotheca entsprechend gebaute Kernform zu finden, was wohl daran liegen mag, daß die Kerne der niederen Foraminiferen, denen unser Tier nahe stehen möchte, fast ganz unbekannt sind. Nur Gruber[1]) scheint mir bei Lieberkühnia Bütschlii einen, wenigstens in den gröberen Verhältnissen, ähnlichen Kern gefunden zu haben. Von einer Kernmembran sagt er zwar nichts, beschreibt aber eine doppelte Schichtung, eine äußere fein granulierte Zone, die sich mit Kernfärbemitteln intensiv färbt und eine helle zentrale Masse, in der ein sich stark färbendes Körnchen (Nucleolus?) liegt. — Meine Beobachtungen über eine Vermehrung des Kernes sind leider nicht sehr umfassend; häufig habe ich am lebenden Tier bemerkt, daß der Kern sich lang auszog, aber nur einmal deutlich gesehen, wie er biskuitförmig wurde und sich darauf durchschnürte. Das betreffende Tier wurde nicht konserviert, weil ich sehen wollte, ob eine Teilung des ganzen Weichkörpers erfolgen würde. Dies habe ich nicht direkt beobachtet, doch ist es mir sehr wahrscheinlich geworden. Ich hatte nämlich das Tier, das ruhig auf einer Stelle saß und an mehreren Stellen tiefe Einschnürungen zeigte, bis zum Abend beobachtet und dann für die Nacht das Horizontalmikroskop eingestellt gelassen, am anderen Morgen fand ich mehrere Zentimeter von einander entfernt zwei Exemplare, von denen jedes einen Kern besaß, und deren Größen summiert nach meiner Schätzung ungefähr die Größe des alten Tieres ergaben. Doch müssen erst weitere Beobachtungen die Richtigkeit dieser Mutmaßung bestätigen.

Als Stütze für meine Beobachtung der Kerndurchschnürung vermag ich auch nur ein Präparat anzuführen, dasselbe ist in Fig. 7 gezeichnet und zeigt den Kern in Biskuitform; die beiden hellen zentralen Kugeln sind schon in der Mitte durch eine Brücke von chromatischer Substanz getrennt.

Hoffentlich gelingt es bei reicherem Material an einer größeren Reihe von Präparaten etwaige Strukturveränderungen, die sich bei der Teilung abspielen, nachzuweisen.

5. Die systematische Stellung.

Über die Zugehörigkeit des auf den vorigen Seiten beschriebenen Organismus, zur Klasse der Rhizopoden, dürfte wohl kein Zweifel bestehen. Die typisch retikulären Pseudo-

[1]) A. Gruber, Über einige Rhizopoden aus dem Genueser Hafen. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. IV. S. 8.

podien stellen ihn hier in die Subklasse der Reticularia Carpenters resp. die Ausbildung der Sandhülle zu den Testacea Max Schultzes.

Bütschli[1]) hat in dieser Gruppe eine Reihe wenig genau bekannter, sandschaliger Foraminiferen provisorisch als Familie der Arenacea zusammengefaßt. Beim Vergleich der einzelnen Formen mit der Myxotheca zeigt es sich, daß bei allen hierher gehörigen Gattungen eine persistierende Mundöffnung vorkommt, was bei unserer Form nicht der Fall ist. Übereinstimmung in diesem Charakter, nämlich dem Fehlen einer größeren Schalenmündung, zeigen aber einige andere sandschalige Formen, die Bütschli als Anhang der Globigerinen behandelt, die Gattungen Psammosphaera, Sorosphaera und Stortosphaera; ich glaube daher nicht zu fehlen, wenn ich Myxotheca in die Nähe dieser Formen stelle. Ich will noch auf die Unterschiede hinweisen, die Myxotheca von diesen Gattungen trennen.

Am wenigsten differenziert dürfte Psammosphaera sein, die von F. E. Schulze[2]) als kugeliger Körper mit ziemlich glatter Schale beschrieben wird; die Sandkörnchen, aus denen die Schale besteht, sind durch eine graubraune Kittmasse fest zusammengeleimt. Obwohl der Weichkörper nicht genau bekannt ist, verbietet schon die Gestaltsveränderlichkeit und geringe Festigkeit der Schale der Myxotheca, sie mit dieser Gattung zu identifizieren. Noch höher differenziert ist nach F. E. Schulze[2]) Stortosphaera, deren Schale mit Zacken dicht besetzt ist, und endlich ist Sorosphaera polythalam.

Durch die Expedition des Challenger sind eine große Anzahl sandschaliger Foraminiferen bekannt geworden und Brady[3]) hat dieselben in seinem großen Werk als selbständige Familie erkannt und aufgestellt. In dieser Familie der Astrorhizidae sind die oben genannten Formen auf mehrere Unterfamilien verteilt, als deren hauptsächlichstes Unterscheidungsmerkmal die mehr oder minder feste Verkittung der Fremdkörper und die Dicke der Schale dient. Wir haben aber gesehen, wie sehr gerade diese beiden Charaktere bei Myxotheca variieren und daher kann ich sie bei dieser Form nicht zur Systematisierung verwenden, andernfalls könnte ich Myxotheca mit demselben Recht in jede der Unterfamilien Bradys stellen. Vielmehr glaube ich, daß die Variabilität der Schale und die Formveränderlichkeit des ganzen Tieres darauf hinweist, daß wir es mit einem sehr ursprünglichen Organismus zu tun haben, und stelle ich ihn daher isoliert an den Anfang der Astrorhizidae.

In neuester Zeit hat zum ersten Male Neumayr[4]) den Versuch gemacht, die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Foraminiferen festzustellen. Durch sehr scharfsinnige Beweisführung hat er es im hohen Grade wahrscheinlich gemacht, daß die kalkschaligen Foraminiferen von den agglutinierenden Formen abstammen. Andererseits hat er paläontologisch und morphologisch bewiesen, daß unter den agglutinierenden Formen die unregelmäßig agglutinierenden, die Astrorhiziden, die ursprünglichsten sind, und in dieser Abteilung stellt er Psammosphaera und Sorosphaera als die einfachsten hin[5]). Nun habe ich vorhin gezeigt, daß Myxotheca, was die morphologische Differenzierung anbetrifft, noch viel tiefer als diese beiden Formen steht, und glaube daraus schließen zu dürfen, daß Myxotheca von den heute lebenden Foraminiferen

[1]) O. Bütschli, Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. S. 193 und 202.

[2]) F. E. Schultze, Rhizopoden. Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt vom 21. Juli bis 9. September 1872. S. 113.

[3]) H. Brady, Report of the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. p. 62.

[4]) M. Neumayr, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. Bd. XCVI. Abt. April-Heft 1887.

[5]) M. Neumayr, ebenda, S. 13.

die ursprünglichste ist, und vielleicht diese oder eine verwandte Form der ganzen Gruppe der Astrorhiziden als Ausgangspunkt gedient hat.

Maßtabelle in Mikromillimetern (μ).

Beschaffenheit der Hülle	Größe des Tieres	Dicke der Gallerthülle	Durchmesser des Kernes	Dicke der Kern-membran	Dicke der Chromatin-schicht
1. Nackte Gallerthülle . . .	162,7	4,34	39,06	2,1	6,51
2. dto. (Fig. 7)	213,2	14,28	Kern in Teilung?		
3. Sehr wenig Sand	233,78	13,02	52,8	2,71	10,83
4. Dicke Sandhülle	238	7,3	38,28	2,32	9,52
5. Fast nackt	243	16,7	39,08	2	7,14
6. Schwache Sandbedeckung .	261,80	2,17	43,4	2	9,52
7. dto.	282,5	5	47,6	2,3	9,52
8. Dicke Sandhülle	406,6	9,52	71,40	4,7	9,52
9. dto.	562	2,81	75,93	2,17	21,7
10. dto. Kern (Fig. 6)	214,20	4,76	33,32	2	14,90

Nachschrift:

Während des Druckes vorliegender Arbeit hatte ich Gelegenheit, die Fortpflanzung einer niederen Foraminifere zu studieren und fand, längere Zeit selbständig lebende Entwicklungsstadien, die eine entfernte Ähnlichkeit mit der Myxotheca besaßen. Daher möchte ich die Möglichkeit, daß Myxotheca nur eine unausgebildete Sandforaminifere ist, nicht unerwähnt lassen. Eine genauere Erörterung dieser Frage verschiebe ich auf eine spätere Arbeit.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Fig. 1. Eine Myxotheca arenilega mit ausgestreckten Pseudopodien (letztere sehr verkleinert), in der Mitte der Kern (*n*). *t*, die sandbedeckte Gallerthülle; das Tier ist von der der Glaswand angehefteten Seite gezeichnet.

Fig. 2. Dasselbe, von der Rückseite, es hat sehr seine Gestalt verändert und zeigt mehrere nackte Stellen.

Fig. 3. Vertikalschnitt durch eine auf einer Ulva sitzende Myxotheca. *b*, Basis; *t*, lamellöse Gallerthülle; *f*, plasmatische Fortsätze, die den Weichkörper mit der Schale verbinden; *n*, Kern.

Fig. 4. Eine Myxotheca ohne Sandhülle, mit Boraxkarmin gefärbt. *n*, Kern; *t*, Gallerthülle; *t.e*, Einziehung der Gallerthülle.

Fig. 5. Äquatorialschnitt durch den Kern der Myxotheca, mit Hämatoxylin gefärbt. *p*, Plasma des Weichkörpers; *v*, Vacuole; *m*, Kernmembran; *ch*, Chromatinschicht; *r*, inneres Netzwerk; *ncl*, Nucleoli?

Fig. 6. Äquatorialschnitt durch eine andere Kernform der Myxotheca. Bezeichnungen dieselben wie in Fig. 5.

Fig. 7. Eine Myxotheca mit Boraxkarmin gefärbt. *n*, Kern in Biskuitform; *t*, Gallerthülle. Mit Ausnahme von Fig. 1 und 2 sind alle Figuren mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 3, 4 und 7 bei Klönne und Müllers Oc. II, Obj. 5.

Fig. 5 und 6 bei Zeiß, Oc. IV, homog. Immers. 1/18.

Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung.

Unsere Kenntnisse über die Fortpflanzung der Foraminiferen sind bekanntlich nicht sehr vollständig, es dürften daher einige Mitteilungen über diese Frage erwünscht sein. Seit $1^1/_2$ Jahren mit dem Studium lebender Foraminiferen beschäftigt, habe ich Gelegenheit gehabt, die Fortpflanzung bei einer größeren Anzahl von Formen zu beobachten und will ich ganz kurz einige Beispiele anführen, um mein allgemeines Resultat zu rechtfertigen. —

I. Calcituba polymorpha Roboz.

Bei dieser festsitzenden, kalkschaligen, niedrig organisierten Miliolide teilt sich der vielkernige Weichkörper innerhalb der Schale in zwei oder mehr (bis zehn) Teile, die ein- bis vielkernig (60 und mehr Kerne) sein können. Diese Teilstücke wandern als nackte Plasmodien unter lebhafter Pseudopodienbildung aus der Schale heraus und setzen sich an geeigneter, d. h. nahrungsreicher Stelle fest. Dann beginnt die Abscheidung der Schale und das für Calcituba charakteristische Wachstum. Vor der Schalenbildung kann das Plasmodium sich auch noch ein- oder mehrere Male teilen, oder selbst längere Zeit (über $^1/_4$ Jahr) als selbständiger, amöbenähnlicher Organismus leben.

II. Miliolina seminulum L.

Der gesamte vielkernige Weichkörper fließt unter reicher Pseudopodienentwicklung durch die Schalenmündung heraus und lagert sich vor derselben in Gestalt eines unregelmäßigen Klumpens; dieser teilt sich dann in zahlreiche (20—50) Teilstücke von verschiedener Größe, welche Kugelgestalt annehmen, Schale absondern und in der für Miliolina charakterischen Weise weiterwachsen. Einzelne dieser Teilstücke wandern aber noch längere Zeit nackt umher und können sich noch mehrmals teilen; die Embryonen waren bei dieser Form meistens einkernig, doch habe ich auch mehrere Kerne (zwei bis fünf) beobachtet.

III. Ammodiscus gordialis Pu. J.

Diese Form, welche ihre Schale aus Fremdkörpern (Sand) aufbaut, nimmt vor der Fortpflanzung Fremdkörper, besonders Kieselstückchen und Diatomeenschalen in das Plasma auf. Dann zerfällt der ganze Weichkörper innerhalb der Schale in zahlreiche (50—80) kuglige Teile,

die je einen, seltener zwei oder mehr Kerne enthalten. Schon innerhalb der Mutterschale sondern die kugligen Embryonen ein chitinöses Schalenhäutchen ab, auf welchem die von der Mutter aufgespeicherten Fremdkörper haften bleiben. In diesem Zustand oder nachdem noch eine halbe Windung hinzugebaut wurde, verlassen sämtliche Embryonen das Gehäuse der Mutter durch die sehr weite Mündung desselben.

IV. Discorbina globularis d'Orbigny.

Hier erfolgt die Fortpflanzung ähnlich wie bei Ammodiscus durch Zerfall des Plasmas innerhalb der Kammern in kuglige Embryonen, die innerhalb der Mutterschale Kalkschale absondern und ein-, zwei- oder dreikammerig die Schale der Mutter aufbrechen und herauskriechen. Die Embryonen sind meist einkernig, doch auch zwei- bis vierkernige wurden gefunden. In dieser Weise erfolgte die Fortpflanzung bei Discorbina in den weitaus meisten beobachteten Fällen (43 mal); nur dreimal, bei sehr dickschaligen Individuen, floß das Plasma wie bei Miliolina durch die Schalenmündung heraus und teilte sich erst außerhalb. Die Größe und Zahl der Embryonen war die gleiche wie bei der endogenen Entstehung derselben.

In ähnlicher Weise wie bei Discorbina globularis erfolgt die Ausbildung der Embryonen innerhalb der Schale und das Herauskriechen durch Aufbrechen der letzteren bei Discorbina orbicularis Terquem, Planorbulina mediterranensis d'Orbigny, Truncatulina lobatula Walker und Jakob und Peneroplis pertusus Forscål.

V. Polystomella crispa L.

Während diese Form gewöhnlich nur einen oder wenige Kerne besitzt, wird sie vor der Fortpflanzung vielkernig; das Plasma fließt in der gleichen Weise wie bei Miliolina seminulum heraus und teilt sich in zahlreiche (über 80) Embryonen, die mit Schale versehen werden und nach allen Seiten auseinanderkriechen. — Ebenso verhält sich Patellina corrugata Williamson.

Diese wenigen Beispiele, welche aber Vertreter verschiedener Foraminiferengruppen betreffen, genügen, wie ich glaube, um folgendes allgemeines Resultat zu rechtfertigen:

Die Fortpflanzung der Foraminiferen erfolgt durch Teilung des Weichkörpers in bei den einzelnen Individuen verschieden zahlreiche Teilstücke, welche Schale absondern und in der für die betreffende Spezies charakteristischen Weise weiter wachsen.

Es sind hierbei folgende Modifikationen zu beobachten:

I. Die Teilung des Weichkörpers, die Formgestaltung der Teilstücke und die Absonderung der Schale vollzieht sich innerhalb der Mutterschale. Die Embryonen verlassen die letztere durch die Mündung (Ammodiscus), oder, wenn die Mündung zu eng ist, durch Aufbrechen der Schale (Discorbina).

II. Die Teilung des Weichkörpers erfolgt innerhalb der Schale, die Formgestaltung und Schalenabsonderung der Teilstücke aber außerhalb, d. h. nachdem die letzteren als nackte Plasmodien die Mutterschale verlassen haben (Calcituba).

III. Die Teilung, Formgestaltung der Teilstücke und Schalenbildung erfolgen außerhalb der Mutterschale, d. h. nachdem der Weichkörper der Mutter als zusammenhängende Masse die Schale verlassen hat (Miliolina). —

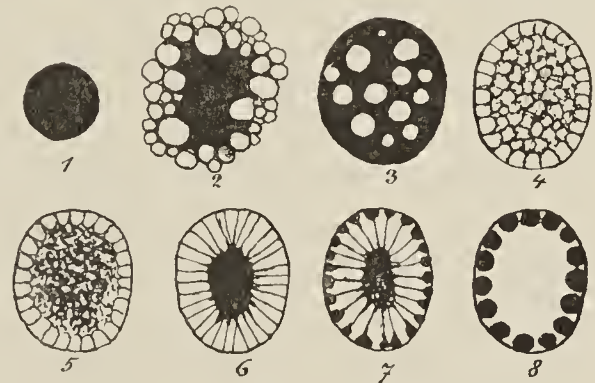
Das Muttertier wird vor der Fortpflanzung stets vielkernig; die jungen Tiere (Teilstücke) sind zwar in den meisten Fällen einkernig, aber bisweilen auch mit wenigen (zwei bis drei) und selbst vielen Kernen versehen. —

Auf die speziellen Kernverhältnisse kann ich hier nicht näher eingehen; ich will nur ganz kurz die Art der Kernvermehrung schildern, welche bei dieser Protozoengruppe allgemein verbreitet zu sein scheint, aber meines Wissens bisher noch nicht bekannt geworden ist.

Zweiteilung des Kerns oder auch nur eine Andeutung davon habe ich trotz genauen Suchens niemals gefunden. Vielmehr zerfällt bei allen untersuchten Formen der Kern, nachdem er eine Reihe von Veränderungen durchgemacht hat, in zahlreiche Tochterkerne. —

Die den Zerfall vorbereitenden Strukturveränderungen will ich in Kürze an den Kernen von Calcituba polymorpha Roboz erläutern und gleichzeitig erwähnen, daß alle bisher von mir untersuchten Foraminiferenkerne einen in den Hauptzügen ähnlichen Entwicklungsgang durchmachen.

Die durch Zerfall eines größeren Kerns entstandenen kleinen Tochterkerne sind homogen, kompakt und membranlos. Das Chromatin erfüllt und verdeckt die achromatische Substanz so vollständig, daß eine Struktur an diesen Kernen nicht wahrzunehmen ist (Fig. 1). Im einfachsten Falle sind es zähflüssige, mit Kernfärbemitteln sich intensiv und gleichmäßig färbende Kugeln. Doch zeigen dieselben meist schon frühe eine große Gestaltsveränderlichkeit; von der Oberfläche erheben sich häufig spitze Fortsätze, die mit tiefen Einbuchtungen abwechseln. In jeder dieser Buchten liegt eine sie genau ausfüllende Vacuole des umgebenden wabigen Plasmas, oder besser ein Flüssigkeitströpfchen (Fig. 2). Diese anfangs dem Kern nur dicht angelagerten Flüssigkeitströpfchen sinken allmählich tiefer in die Kernsubstanz hinein oder werden von ihr umflossen und auf diese Weise in das Kerninnere verlagert. Wenn eine größere Anzahl solcher Tropfen sich im Kern befindet, so rundet er sich ab (Fig. 3) und es beginnt die Abscheidung einer Membran. Die aus dem umgebenden Plasma in Tropfenform aufgenommene Flüssigkeit verteilt sich zunächst gleichmäßig in der Kernsubstanz und führt eine Auflockerung des Chromatins herbei, es erscheint infolgedessen die den Kern erfüllende Masse gekörnt und im ganzen weniger intensiv gefärbt als vorher. Dann sammelt sich aber die Flüssigkeit, die wir von nun ab Kernsaft nennen können, in Form kleiner Tröpfchen in gleichmäßiger Verteilung im Kern an und vacuolisiert denselben. Die Substanzmassen, welche die Tröpfchen trennen, bestehen aus achromatischer Substanz, die dicht mit Chromatinkörnchen erfüllt ist. Als Ausdruck dieses vacuolären Baues erscheint auf optischen Durchschnitten derartiger Kerne ein Netzwerk, dessen aus achromatischer Substanz bestehende Fäden mit Chromatinbrocken besetzt sind (Fig. 4). Die oberflächlichen, der Membran angelagerten Flüssigkeitströpfchen sind regelmäßig radiär angeordnet, weshalb auf optischen Durchschnitten an der Peripherie eine radiäre Streifung oder das Bild eines Alveolarsaums erscheint (Fig. 4). Das auf diesem Stadium noch feinkörnige und gleichmäßig im achromatischen Gerüst verteilte Chromatin wird nun allmählich an einer Stelle des Kerninnern, meist im Zentrum lokalisiert, d. h. dichter zusammengelagert. Es entstehen größere Brocken von unregelmäßiger Gestalt, welche das vacuoläre Gerüstwerk im zentralen Teil undeutlich machen. Um so deutlicher tritt aber die periphere Alveolarschicht hervor, weil sämtliches Chromatin aus ihr entfernt und nach dem Zentrum zusammengezogen wird (Fig. 5). Die Zusammenziehung des Chromatins schreitet so lange fort, bis zum Zentrum schließlich ein solider, strukturloser, scheinbar nur aus Chromatin bestehender Klumpen liegt (Fig. 6). Die Alveolarschicht hat bei diesem Vorgang eine Umwandlung erlitten, es sind nämlich an die Stelle der mit Flüssigkeit gefüllten Waben Fäden getreten (Fig. 6).



Acht aufeinander folgende Kernstadien von Calcituba polymorpha Roboz (schematisch).

Die Entstehung dieser achromatischen Fäden erkläre ich mir folgendermaßen: Bei der Zusammenziehung des zentralen Wabenwerks werden die peripheren, an die Membran befestigten Waben in die Länge gezogen, während gleichzeitig der im zentralen Teil enthaltene Kernsaft in sie hineingepreßt wird; die aus achromatischer Substanz bestehenden Wabenwände werden bei der Verlängerung der Waben verdünnt und schließlich so durchbrochen, daß von den gesamten Scheidewänden nur immer ein Pfeiler in der Mitte zwischen je drei aneinanderstoßenden Wabenräumen übrig bleibt.

Ob diese Annahme nun richtig ist oder nicht, soviel steht fest, daß das radiäre Fadenwerk dieses Stadiums (Fig. 6) aus der Alveolarschicht des vorigen (Fig. 4, 5) entsteht. Wir haben also ein Kernstadium erreicht, das im Innern einen soliden Kernsubstanzklumpen (Chromatin und Achromatin) enthält, von welchem radiär nach allen Richtungen achromatische Fäden abgehen, die an der Membran inserieren (Fig. 6). —

Nun beginnt die gleichmäßige Zerteilung des zentralen Klumpens: kleine Brocken lösen sich von ihm los und begeben sich auf der Bahn der achromatischen Fäden an die Membran, wo sie an den Fadenanheftungsstellen zu kugligen Klumpen verschmelzen (Fig. 7). Auf diese Weise wird die ganze zentrale Substanzmasse in zahlreiche, peripher gelegene Teilstücke zerlegt. Das Endresultat dieses Vorgangs ist ein bläschenförmiger Kern, in welchem eine große Anzahl kompakter, kugliger Körper, von starker Färbbarkeit, in gleichmäßiger Verteilung die Innenfläche der Kernmembran bedeckt, während der übrige Inhalt nur aus Kernsaft besteht (Fig. 8). Durch Auflösung der Membran treten diese Kugeln frei in das umgebende Plasma und stellen die Kerne dar, von welchen wir bei unserer Betrachtung ausgegangen sind.

Das Wesentliche an dem geschilderten Entwicklungsgang ist, daß homogene, membranlose Kerne durch Aufnahme von Flüssigkeit bläschenförmig werden und daß dann in diesen bläschenförmigen Kernen mit Hilfe eines achromatischen Fadenapparates eine gleichmäßige Zerteilung der Kernsubstanz (Chromatin und Achromatin) in zahlreiche Teilstücke erfolgt, die durch Auflösung der Kernmembran frei in das Plasma treten und nun selbständige Kerne darstellen. Dies gilt allgemein für alle von mir untersuchten Formen, während sich im einzelnen mannigfaltige kleine Verschiedenheiten finden.

Auf die bisherigen Forschungen über die Fortpflanzungs- und Kernverhältnisse der Foraminiferen hier näher einzugehen, würde zu weit führen, ich will nur kurz erwähnen, daß die meisten der geschilderten Kernstadien schon von R. Hertwig, F. E. Schulze, Bütschli, Gruber und andern Forschern bei Foraminiferen beobachtet und beschrieben sind, nur gelang es bisher nicht, einen Zusammenhang der verschiedenen Kernstrukturen aufzufinden. Ja sogar im Zerfall befindliche Kerne sind von Hofer[1]) beobachtet worden und zwar bei Polystomella, doch scheint diese Angabe bisher der Beachtung entgangen zu sein. Hofer sagt l. c. S. 149: „Die Kerne zeigen meistens die Bläschenstruktur, bei einigen Individuen (von Polystomella) war aber ein Teil der Kerne in eine Unmenge kleiner scharfumgrenzter Körner zerfallen.“ Die Mutmaßung dieses Autors, daß derartige Polystomellen sich im Stadium der beginnenden Fortpflanzung befanden, hat sich nach meinen Beobachtungen vollkommen bestätigt. —

Alles Nähere über die hier nur kurz angedeuteten Fortpflanzungs- und Kernverhältnisse der Foraminiferen, sowie ein Vergleich der Kernvermehrung bei diesen Protozoen mit den bekannten Kernvermehrungsarten wird in einer genauen und zusammenfassenden Darstellung des Lebens und der Organisation der von mir beobachteten Foraminiferen mitgeteilt werden. —

[1]) B. Hofer, Der Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 24. 1890. S. 149.

Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia dujardinii Schultze).

Max Schultze fand in der Adria bei Triest und Venedig einen Rhizopoden, den er auf Grund der Schalengestalt zu den Gromien stellte und in seinem berühmten Werk „Über den Organismus der Polythalamien“[1]) mit dem Namen Gromia dujardinii belegte. Nach seiner Beschreibung besaß dieses Tier kuglige oder ovale Gestalt und war mit einer chitinösen Schale bedeckt, die nur eine einzige Mündung für den Durchtritt der Pseudopodien hatte, es stimmte also in diesen Punkten vollkommen mit den übrigen Gromien überein. Eine wesentliche Abweichung fand Max Schultze aber in bezug auf die Pseudopodien und den in der Schale befindlichen Weichkörper. Während nämlich die Scheinfüßchen der übrigen Gromien, wie überhaupt aller Foraminiferen, das Phänomen der Körnchenströmung zeigen und sehr zur Anastomosenbildung neigen, sind die Pseudopodien von Gromia dujardinii vollkommen körnchenfrei, hyalin und zähflüssig. Max Schultze behauptet zwar Anastomosenbildung, obwohl selten beobachtet zu haben, doch gibt Bütschli[2]), der die Pseudopodien unseres Rhizopoden sehr genau untersucht hat, ausdrücklich an, daß er niemals Verschmelzen derselben beobachtet habe, was ich ebenso, wie alle übrigen Angaben dieses Forschers über unsern Organismus bestätigen kann.

Die zweite Eigentümlichkeit, auf die Max Schultze aufmerksam macht, betrifft das in der Schale befindliche Plasma. In demselben befinden sich eigentümliche braune, stark lichtbrechende Körper, die sich durch große Resistenz gegen Alkalien und Säuren auszeichnen und Inhaltsgebilde darstellen, wie sie bisher bei keinem anderen Rhizopoden beobachtet worden sind. — Diese beiden Charaktere, die hyalinen Pseudopodien und die braunen Körner des Plasmas machen Gromia dujardinii nicht nur unter den Gromien, sondern unter allen Rhizopoden leicht kenntlich.

Ich fand dieses Protozoon in großen Mengen in den Seewasseraquarien des Berliner Zoolog. Instituts, deren Untersuchung mir mein verehrter Lehrer, Herr Geheimrat Professor Dr. F. E. Schulze freundlichst gestattete, wofür ich ihm meinen besten Dank sage. Die Aquarien hatten ihre Füllung durch die zoologische Station in Rovigno erhalten, so daß ich als Herkunftsort meines Materials die Adria bei Rovigno angeben kann. Überdies erhielt ich bei jeder Sendung lebender Foraminiferen aus Rovigno einige lebenskräftige Exemplare mit, die sich in meinen Aquarien gut vermehrten, so daß ich über sehr reiches Material verfüge. Eine große Unterstützung für die Beobachtung der Fortpflanzung bietet das von F. E. Schulze konstruierte Horizontalmikroskop, welches ich schon früher[3]) zur Protozoenuntersuchung empfohlen habe.

[1]) Max Schultze, Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

[2]) O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 69 ff.

[3]) Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. LVII, S. IX.

Das erste, was mir bei meinen Untersuchungen auffiel, war, daß Gromia dujardinii durchaus nicht immer nur eine Öffnung in der Schale besitzt, ich fand zwei, drei, ja bei einzelnen sehr großen Individuen sogar 20—25 Öffnungen, aus denen Pseudopodien hervortraten. Die Bildung neuer Mündungen habe ich mehrmals direkt beobachtet; z. B. bei einem ovalen Exemplar, das anfangs nur eine Öffnung an einem Pol besaß. Das Tier hing mit seinen Pseudopodien an der senkrechten Glaswand des Aquariums; an dem aboralen Pol, der zuvor ganz abgerundet war, zeigte sich eine hügelartige Hervorwölbung, die allmählich mehr hervortrat, bis zuletzt auf der Spitze des Hügels der Weichkörper durchbrach und zahlreiche Pseudopodien entwickelte. Die charakteristische, von Bütschli (l. c.) beschriebene Verdickung des Mundrandes wurde noch im Verlauf desselben Tages gebildet. In ähnlicher Weise können zahlreiche Mündungen auf verschiedenen Seiten des Tieres entstehen. Durch den Zug der austretenden Pseudopodien werden die Mündungsränder gewöhnlich zitzenartig vorgezogen, während bei eingezogenen Scheinfüßchen die halsartige Verlängerung der Mündungsgegend zurücktritt. Die verdeckten Mündungsränder nähern sich dann sehr stark, so daß es fast zu einem vollständigen Verschluß der Öffnung kommt.

Auch in bezug auf die Gestalt der Tiere habe ich einige merkwürdige Abweichungen von der Beschreibung Max Schultzes gefunden. Und zwar zeigte sich hierbei eine interessante Anpassungsfähigkeit dieser Organismen an ihren Aufenthaltsort. Während die auf dem Boden der Aquarien im Schlamm lebenden Individuen, gleichgültig, ob sie eine oder zahlreiche Mündungen besitzen, einfach kuglig oder oval sind und höchstens beim Austritt der Pseudopodien die vorhin erwähnten flachen Buckel zeigen, sind die auf verästelten oder durcheinander geknäuelten Algen lebenden Exemplare ganz anders gestaltet. Von ihrer Oberfläche erheben sich lange, fingerartige, bisweilen sogar verästelte Fortsätze, ähnlich wie dies bei Dendrophrya radiata[1]) bekannt ist. Durch diese mit Ausbuchtungen abwechselnden, soliden, und rundlichen Fortsätze wird die Gestalt ganz unregelmäßig, oft hirschgeweihähnlich. Die Mündungen sitzen auf den Enden der armartigen Ausläufer. Als ich diese Tiere fand, glaubte ich, trotz der hyalinen Pseudopodien und der braunen Körner im Plasma, einen neuen Rhizopoden vor mir zu haben; doch überzeugte ich mich bald, daß zwischen den kugligen, am Boden lebenden Individuen und den hirschgeweihartig verästelten, auf Algen lebenden Tieren sich alle Übergangsstadien finden lassen. Zur Sicherheit habe ich diesen Übergang auch experimentell nachgewiesen. Ich setzte ein kleines, kugliges, mit nur einer Öffnung versehenes Tier, welches ich vom Boden des Aquariums nahm, isoliert in einem reich mit Algen bewachsenen Aquarium auf ein dichtes Geflecht von Fadenalgen und konnte in der Zeit zweier Monate die Umbildung oder besser das Auswachsen desselben zu einem großen, fünfarmigen Individuum direkt beobachten. Nachdem das Tier mehrere Tage bewegungslos gelegen hatte, wurden Pseudopodien ausgesandt, die sich weit verzweigt zwischen den Algen verbreiteten. Dieselben zogen das Tier zu einem wagerecht liegenden Algenfaden empor, von dem die mit ihrer Mündung befestigte Kugel nun frei und senkrecht herabhing. Die Mündungsgegend wurde durch die Schwere des Weichkörpers allmählich stark halsartig ausgezogen und es streckte sich überhaupt der ganze Körper beim weiteren Wachstum sehr in die Länge, so daß seine Gestalt flaschenförmig genannt werden konnte. Nach drei Wochen entstand am aboralen Pol eine zweite Mündung. Die hier austretenden Pseudopodien hoben den senkrecht herabhängenden Körper in eine wagerechte

---

[1]) cf. K. Möbius, Bruchstücke einer Rhizopoden-Fauna der Kieler Bucht. Abhandl. d. Akad. Berlin, 1888, Taf. VI, Fig. 22—25.

Stellung. Die Umgebung der zweiten Mündung wurde ebenfalls halsartig verlängert; es besaß das Tier nun spindelförmige Gestalt und stellte eine wagerechte Brücke zwischen zwei Algenfäden dar. Der Mittelteil der Spindel, der natürlich am dicksten und schwersten war, zog in senkrechter Richtung nach unten, wodurch bewirkt wurde, daß nach kurzer Zeit die Spindel sich in eine Sichel mit nach unten gerichteter Konvexität verwandelte. An der am tiefsten gelegenen Stelle der Sichel entstand nun die dritte Öffnung und durch den Zug der Pseudopodien der dritte armartige Fortsatz, gleichzeitig wurde auch wieder der Schwerpunkt des Tieres verlagert, wodurch die Entstehung eines vierten und dann fünften Armes mit Mündung bedingt wurde.

Daß diese Art des Wachstums für die zwischen Algengeflechten lebenden Tiere von Vorteil ist, kann leicht eingesehen werden. Denn erstens ist die Gefahr des Herunterfallens und damit die Entfernung aus einem guten Nahrungsgebiet kleiner als bei kugligen Individuen, weil auch bei starker Erschütterung, wenn alle Pseudopodien eingezogen werden, die Tiere mit ihren verästelten, zwischen die Algen eingreifenden Armen hängen bleiben. Zweitens bietet aber die verästelte Gestalt auch einen Schutz gegen Feinde, weil sich die Tiere von den gleichfalls verästelten und oft sehr ähnlich gefärbten Algen nur wenig abheben. So ist es mir selbst passiert, daß ich bei der oberflächlichen Betrachtung eines Knäuels von Fadenalgen nur drei Tiere bemerkte, beim sorgfältigen Zerzupfen aber 26 Exemplare erhielt.

Erwähnen will ich noch, daß sowohl unter den runden, wie verästelten Individuen sich solche von bisher bei diesen Tieren nicht bekannter Größe befanden. Exemplare von 5 mm Durchmesser gehören nicht zu den Seltenheiten und sind mithin diese Organismen zu den Riesen unter den Protozoen zu rechnen. Die kleinsten Individuen, die ich fand, hatten hingegen einen Durchmesser von 0,026 mm.

Auf das Verhalten des Plasmas und der Kerne kann ich hier nicht näher eingehen, da eine erschöpfende und einigermaßen verständliche Darstellung der Beobachtungen über diese Dinge in Kürze und ohne Abbildungen nicht möglich ist. Nach Abschluß meiner Untersuchungen wird hierüber eine eingehende Arbeit veröffentlicht werden. Ich will hier nur kurz erwähnen, daß es mir gelungen ist, mit Hilfe der Schnittmethode zahlreiche, verschieden gestaltete und strukturierte Kerne im Weichkörper der Gromia dujardinii zu finden. In der Literatur finden sich meines Wissens keine Angaben über die Kernverhältnisse unseres Tieres, doch glaube ich, daß Gruber[1]) schon die Kerne der Gromia dujardinii gesehen hat, obwohl er es selbst nicht annimmt. Er fand nämlich beim Zerquetschen des Tieres außer den bräunlichen von M. Schultze beschriebenen Kugeln, vollkommen farblose, die sich aber mit Kernfärbemitteln intensiv färbten, und es ist mir zweifellos, daß diese gefärbten Körper die Kerne darstellen. Gruber spricht nun die Vermutung aus, daß die braunen Kugeln und die blassen Körper, welche er aber, wie gesagt, nicht für Kerne hielt, in Beziehung zum Stoffwechsel stehen. Er sagt: „Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß die Körner (braune und blasse Kugeln) hier die feinsten Nahrungsbestandteile verarbeiten und verdauen, während das ungeformte Plasma auf Nahrungserwerb ausgeht.“ Angeregt durch diesen Gedanken, habe ich diese Verhältnisse durch Beobachtung lebender Tiere, Abtötung verschieden gut genährter Individuen und Vergleichung zahlreicher Schnittserien zu verfolgen gesucht und glaube die Vermutung Grubers vollkommen bestätigen zu können. Die hellen Körper, die ich für Kerne halte, sind bei längerem Nahrungsmangel kuglig und chromatinarm, bei reicher Nahrung hingegen sehr chromatinreich und es treten

---

[1]) A. Gruber, Die Protozoen des Hafens von Genua. Halle 1884. S. 21.

dieselben dann in eigentümliche Beziehungen, sowohl zu den braunen Kugeln als zu den Nahrungskörpern. Sie sind nämlich denselben dicht angelagert und besitzen spitz zulaufende Fortsätze, welche die gelblichen Kugeln oder Diatomeen und andere Algenzellen umgreifen; oft liegen auch mehrere der genannten Inhaltsgebiete um einen großen Kern, der mit seinen Fortsätzen zwischen dieselben hineingreift. Zwischen diesen aus braunen Kugeln, Nahrungskörpern und Kernen bestehenden Gruppen befinden sich spärliche Mengen hyalinen Plasmas.

Ferner habe ich gefunden, daß die hyalinen Pseudopodien nicht imstande sind, Nahrungskörper außerhalb der Schale zu verdauen, vielmehr schaffen sie dieselben nur herbei und lagern sie vor der Mündung ab, wo sie zunächst in großen Mengen angehäuft und dann langsam in das Innere der Schale befördert werden.

Aus diesen Beobachtungen schließe ich, daß die Kerne und braunen Körper gemeinsam die Assimilation der Nahrung besorgen, während die Pseudopodien nur zur Herbeischaffung der Nahrung und zur Lokomotion dienen. Eine ähnliche Differenzierung des Plasmas ist bei den übrigen Gromien, wie überhaupt den Foraminiferen nicht bekannt, vielmehr sind hier die körnchenführenden Pseudopodien imstande, Nahrungskörper außerhalb der Schale zu verdauen. Es besteht demnach nicht nur ein fundamentaler morphologischer, sondern auch physiologischer Unterschied zwischen den Pseudopodien der Gromia dujardinii und denjenigen aller anderen Foraminiferen, der, wie ich glaube, genügt, um eine Abtrennung dieser Form von der Gattung Gromia zu rechtfertigen. Ich schlage auf den Rat des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Schulze für unseren Organismus den Gattungsnamen Hyalopus vor, wonach die vorliegende Spezies als Hyalopus dujardinii (M. Schultze) zu bezeichnen wäre. Über die nähere Verwandtschaft des Hyalopus läßt sich vorläufig nichts bestimmtes aussagen. Nach der Einteilung der Rhizopoda, die F. E. Schulze[1]) gegeben hat, würde er in die Abteilung der Filosa zu stellen sein; jedenfalls nimmt er bei unseren heutigen Kenntnissen der Rhizopoden noch eine ganz isolierte Stellung ein.

Über die Fortpflanzung unseres Tieres ist bisher nichts Sicheres bekannt geworden. Zunächst gelang es mir, Zweiteilung des Körpers samt der Schale zu beobachten. Ein ovales Individuum, das an beiden Polen Mündungen besaß, wurde allmählich in die Länge gezogen; in der Mitte trat dann eine seichte Einschnürung auf, die langsam tiefer einschnitt, bis schließlich zuerst das Plasma und kurz darauf auch die Schale in der Mitte durchriß. Die Rißstelle kann bei jedem der Teilstücke zu einer Mündung umgebildet oder auch verschlossen werden. Der Teilungsprozeß ging sehr langsam vor sich, er dauerte ungefähr drei Wochen.

In ähnlicher Weise findet eine Teilung des Tieres in drei Teile statt. Ein mit einer Mündung versehenes Individuum hing mit seinen Pseudopodien befestigt in senkrechter Stellung an der Glaswand des Aquariums; die anfangs kuglige Gestalt wurde während des weiteren Wachstums lang flaschenförmig dadurch, daß die Umgebung der Mündung halsartig auswuchs. In dem dünnen Hals sammelte sich nun Plasma an und veranlaßte zwei kuglige Auftreibungen desselben, die natürlich mit tiefen Einschnürungen abwechselten. Zuerst schnürte sich die unterste und größte der drei Kugeln ab und dann trennten sich erst die beiden anderen. Die unterste Kugel besaß eine Öffnung, die beiden anderen je zwei, von denen aber bei der mittleren eine zugebaut wurde. Schon hier war die Größe der Teilstücke verschieden. Die Teilung verlief in diesem Fall schneller, sie dauerte eine Woche.

Die Größendifferenzen der Teilstücke können sehr groß werden, besonders bei den hirschgeweihartig verästelten Individuen. Hier habe ich häufig beobachtet, daß einzelne, selbst

[1]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien, VI. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 13. 1877. S. 21 ff.

sehr kleine, armartige Fortsätze sich ablösten und zu selbständigen Tieren wurden, und kann man diese Art der Fortpflanzung wohl als Knospung bezeichnen. Bisweilen ist die Ablösung des Sprößlings noch mit ein- oder mehrmaliger Teilung desselben verbunden, indem ein solcher Armfortsatz schon vor seiner Ablösung durch zwei oder drei Einschnürungen in segmentartige Teile gegliedert wird, die sich nach der Ablösung des ganzen Armes voneinander trennen. — Die Teilstücke waren in allen beobachteten Fällen vielkernig.

Außer der Teilung, deren Modifikationen, wie hier kurz angedeutet, sehr mannigfaltig bei unserem Organismus sind, habe ich noch eine andere, interessantere Art der Fortpflanzung beobachtet, nämlich die Bildung von Schwärmsporen und zwar bisher in sieben Fällen, so daß ich nicht zweifele, daß dies eine normale Art der Vermehrung ist. Fünf bis zwölf Stunden vor dem Austreten der Schwärmer ziehen die Tiere ihre Pseudopodien ein und verschließen ihre Mündungen. Das hyaline Pseudopodienplasma verteilt sich zwischen den sehr chromatinreichen Kernen, und dann zerfällt der ganze Weichkörper in kuglige Stücke, die aus je einem großen Kern bestehen, der mit einer dem Volumen nach ungefähr gleichen Masse hyalinen Plasmas umgeben ist. Das anfangs amöboide Plasma rundet sich ab und entwickelt eine sehr lange Geißel. Die braunen Körner und die Nahrungsreste sinken auf den Boden der Schale, die sie dann etwa bis zur Hälfte ausfällen. In der anderen Hälfte bewegen sich die Schwärmer lebhaft umher. Je zwei derselben kopulieren. Die Gestalt der Sporen ist oval oder birnförmig, ihre Größe schwankt zwischen 5 und 8 μ, wovon 3—6 μ auf den Durchmesser des Kernes zu rechnen sind. Die Länge der Geißel beträgt 30—38 μ.

Der Kern liegt im vorderen Teil des Schwärmers, dann folgt eine halbkuglige Kalotte hyalinen Plasmas. Bei sehr starker Vergrößerung zeigt dasselbe einen vacuolären Bau. Die Waben sind sowohl um den Kern, als an der Oberfläche radiär angeordnet und erscheinen daher im optischen Durchschnitt als regelmäßige Alveolarsäume. In der Mitte der Plasmakalotte liegt stets eine größere Vacuole und in der Nähe derselben ein dunkles Korn, welches vielleicht die Bedeutung eines Centrosoms hat. Bei kopulierten Schwärmern finden sich immer zwei große Vacuolen und zwei dunkle Körner. Indessen ist es mir bisher noch nicht gelungen, das weitere Schicksal dieser Vacuolen und Körner zu verfolgen, ebensowenig wie ich anzugeben vermag, was aus den kopulierten Schwärmern wird; denn wenn dieselben erst die Schale verlassen haben, was meistens schon nach wenigen Stunden geschieht, verliert man sie wegen ihrer Kleinheit schnell aus den Augen. In der feuchten Kammer sterben sie nach kurzer Zeit. — Das Vorkommen von Schwärmerbildung bei Hyalopus dujardinii ist von besonderem Interesse, weil in der Gruppe der Rhizopoden (s. str.) bisher nur selten diese Art der Fortpflanzung beobachtet worden ist. Mir sind nur zwei sichere Fälle aus der Literatur bekannt geworden; der eine betrifft Protomyxa aurantiaca Hckl.[1]), der andere Microgromia socialis R. Hertwig[2]). In der Abteilung der Radiolarien hingegen scheint die Schwärmerbildung allgemein verbreitet zu sein, auch bei Heliozoen liegen mehrfache Beobachtungen vor. Ich glaube, das bei Erweiterung unserer Kenntnisse von der Rhizopoden-Fortpflanzung das Vorkommen von Schwärmern nächst dem Pseudopodien-Charakter für die systematische Stellung des Hyalopus maßgebend sein wird.

---

[1]) E. Häckel, Monographie der Moneren. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., IV. 1868. S. 85, Taf. II, Fig. 4.
[2]) R. Hertwig, Über Microgromia socialis. Archiv f. mikroskop. Anatomie. X. Suppl. 1874. S. 10. t. 1.

Camptonema nutans nov. gen. nov. spec., ein neuer mariner Rhizopode.

Hierzu Tafel III.

Während des verflossenen Sommers war ich durch eine Unterstützung der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin in den Stand gesetzt, mich zehn Wochen an der norwegischen Küste aufzuhalten, um marine Rhizopoden, besonders Reticulosa, zu studieren. In der biologischen Station zu Bergen, wo ich meinen Arbeitsplatz aufgeschlagen hatte, fand ich einen Organismus, der zu den Rhizopoden, wahrscheinlich in die Nähe der Heliozoen, gestellt werden muß, aber von den bekannten Formen in mehrfacher Hinsicht abweicht. Leider gelang es mir trotz eifrigen Suchens nur dreier Exemplare habhaft zu werden.

Obwohl daher die Beschreibung nur unvollständig sein kann, scheinen mir die interessanten Organisationsverhältnisse dieses Organismus doch der Schilderung wert zu sein.

Die drei Exemplare des Tieres fanden sich in einem Glase, dessen Inhalt aus einer Grundprobe bestand, die am Tage vorher aus dem Puddefjord bei Bergen nahe bei der Stadt aus 10 m Tiefe mit der Dredge herausgeholt war; der Boden der Fangstelle war felsig und mit Laminarien und anderen Algen bewachsen.

Der Körper des mit bloßem Auge noch gerade als wießes Pünktchen erkennbaren Tieres besitzt kugelige Gestalt; von demselben gehen nach allen Seiten strahlenförmige, zugespitzte Pseudopodien aus, die gewöhnlich langsam im Kegelmantel nutierende Bewegungen ausführen, bei Berührung mit fremden Körpern aber sich plötzlich an der Berührungsstelle umbiegen oder umknicken. Wegen dieser Eigenschaft der Pseudopodien habe ich den Organismus „Camptonema[1]) nutans“ genannt.

Eines der drei ganz gleich aussehenden Individuen wurde lebend längere Zeit beobachtet, die beiden anderen wurden mit heißem Sublimat fixiert, mit 60 prozentigem Jodalkohol ausgewaschen, in steigendem Alkohol gehärtet und mit Brasilin,[2]) einem der vorzüglichsten Kernfärbemittel, die ich kenne, gefärbt. Das eine der beiden Exemplare wurde hierauf in Nelkenöl untersucht, das andere in Paraffin eingebettet, in eine Schnittserie (3 μ dicke Schnitte) zerlegt, hierauf noch die Schnitte mit Eisenoxydammoniak und Haematoxylin nach Benda-Heidenhains Methode behandelt und in Kanadabalsam eingeschlossen.

---

[1]) κάμπτω = biegen, νῆμα = Faden.

[2]) Das im Handel käufliche kristallisierte Brasilin wurde in Wasser mit wenig Alkoholzusatz gelöst, mit konzentrierter Kalialaunlösung bis zu tiefroter Färbung versetzt und filtriert.

Zunächst will ich über das, was man am lebenden Tier beobachten kann, berichten. Zur Untersuchung benutzte ich mit Erfolg ein winziges Aquarium,[1]) welches in der Weise hergestellt war, daß auf den viereckigen Randausschnitt eines dünnen Objektträgers von beiden Seiten Deckgläser geklebt wurden. In diesem Mikroaquarium, das den Wasserwechsel mittels Wollfäden zuläßt, konnte ich das Tier drei Tage unversehrt halten und auch mit stärkerer Vergrößerung beobachten.

Der Körper des Camptonema stellt ein Protoplasmaklümpchen dar, das im auffallenden Licht weißlich, bei durchfallendem opak erscheint. Er besitzt rundliche Gestalt, doch nicht die einer regelmäßigen Kugel, sondern an verschiedenen Stellen machen sich Buckel und Einbuchtungen bemerkbar, auch kann der Organismus seine Gestalt langsam verändern und sich etwas in die Länge strecken; bei Erschütterung nimmt er jedoch stets wieder Kugelgestalt an. Der Durchmesser des Tieres schwankt zwischen 0,12 mm und 0,18 mm.

Der ganze Plasmakörper ist nackt, d. h. er besitzt nicht eine besondere differenzierte Oberflächenschicht. Das opake Aussehen des Weichkörpers rührt von zahlreichen kleinen, runden, stark lichtbrechenden Körnern her, die das ganze Plasma gleichmäßig erfüllen und wahrscheinlich Exkretkörnchen sind, wie sie ja bei zahlreichen Protozoen sich finden. Der Weichkörper ist vacuolisiert wie bei Pelomyxa, doch sind die Vacuolen hier im allgemeinen kleiner, und das Plasma macht daher einen kompakteren Eindruck.

Nahrungskörper, die meist aus Algen oder Schwärmsporen derselben bestehen, befinden sich immer in größeren Vacuolen, sogenannten Nahrungsvacuolen, eingeschlossen.

Kerne vermochte ich im lebenden Tier nicht zu erkennen. Man bemerkt zwar eine große Anzahl durch den ganzen Weichkörper verbreiteter heller Flecke (Fig. 1), doch können dies ebenso gut große Vacuolen als Kerne sein: selbst bei starker Kompression ließ sich diese Frage nicht entscheiden, weil das Protoplasma zu undurchsichtig ist. Daß irgend eine der Vacuolen pulsierte habe ich nicht bemerkt.

Eine deutliche Differenzierung von Ekto- und Entoplasma scheint nicht vorhanden zu sein, nur selten konnte ich eine dünne körnchenfreie Oberflächenschicht erkennen.

Die Pseudopodien von Camptonema strahlen bisweilen ziemlich regelmäßig, wie bei den anderen Heliozoen, radiär vom Körper aus, doch habe ich dies Verhalten nicht häufig beobachtet. Gewöhnlich sind sie unregelmäßig über die Körperoberfläche verteilt, d. h. die Abstände zwischen den einzelnen Pseudopodienursprüngen sind sehr verschieden. Einmal entsprangen sogar alle Pseudopodien nur auf einer Seite des Körpers, während die gegenüberliegende Seite ganz glatt konturiert war. An ihrem Übergang in den Weichkörper sind die Pseudopodien von bedeutender Dicke (5 μ Fig. 1, 2, 3), verschmälern sich distalwärts allmählich und enden mit haarfeiner Spitze. Sie machen infolge ihres starken Lichtbrechungsvermögens und wegen ihrer Dicke einen starren Eindruck. Im ausgestreckten Zustand erreichen sie eine Länge von 0,1 mm.

Schon bei schwächerer Vergrößerung erkennt man, daß sich in der Achse des Pseudopodiums ein stark lichtbrechender Faden befindet, der wie das ganze Pseudopodium bei seinem Austritt aus dem Protoplasma des Weichkörpers dicker ist und sich allmählich verschmälert; gegen die Spitze des Pseudopodiums nimmt er an Deutlichkeit ab, so daß ich über seine Endigung nichts sagen kann. In proximaler Richtung läßt sich der Achsenfaden ein Stück in den Weichkörper hinein verfolgen, doch konnte ich wegen der Undurchsichtigkeit des Plasmas nichts

[1]) Eine genaue Beschreibung und Abbildung dieses Mikroaquariums befindet sich in dem nächsterscheinenden Heft (Band XI, Heft 3) der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie.

Sicheres über seinen Verlauf ermitteln. In manchen Fällen gelang es ihn bis über die Mitte des Tieres hinaus zu verfolgen, in andern ging er nur eine kleine Strecke in den Weichkörper hinein und schien in der Nähe eines der oben erwähnten hellen Flecke zu enden. Weil die Pseudopodienachsen in verschiedenster Richtung in den Weichkörper eintreten, schien es mir schon nach Beobachtung des lebenden Tieres ausgeschlossen, daß die Achsenfäden sich wie bei manchen Heliozoen (Acanthocystis Raphideophrys u. a.) in einem Zentralkorn vereinigen, vielmehr glaubte ich ein Verhalten wie bei Actinosphaerium[1]) erwarten zu dürfen, wo die Achsenstrahlen auf der Grenze des Ektoplasmas gegen das Entoplasma keilförmig abgestutzt endigen. Das die Pseudopodienachsen in ihrem frei hervorstehenden Teil umhüllende Plasma scheint eine direkte Fortsetzung der oberflächlichen, dünnen hyalinen Plasmaschicht zu sein. Während man bei schwacher Vergrößerung an diesem Plasma eine deutliche Körnelung wahrzunehmen glaubt, erkennt man bei Anwendung stärkerer Linsen, daß diese Erscheinung durch unregelmäßige Höcker und Wülste vorgetäuscht wird, die das augenscheinlich sehr zähflüssige Plasma an seiner Oberfläche bildet (Fig. 2, 3). Regelmäßige Plasmaströmungen konnte ich an den Pseudopodien nicht wahrnehmen; daß aber trotzdem in der hyalinen Hüllschicht Strömungen vorhanden sind, erkennt man an den Konturveränderungen der Höcker, die an einer Stelle allmählich verstreichen und an einer anderen wieder ebenso langsam hervortreten. Diese kleinen Höcker besitzen große Ähnlichkeit mit den Zöttchen, die von Hertwig und Lesser[2]) bei Dactylosphaerium vitreum beschrieben worden sind. Diese Forscher konnten auch keine Bewegung an ihnen wahrnehmen.

Schon bei einem flüchtigen Blick auf unsern Organismus bemerkt man, daß einzelne Pseudopodien nicht radiär vom Körper entspringen, sondern eine schiefe, bisweilen sogar tangentiale Stellung einnehmen (Fig. 1). Bei längerem Hinsehen zeigt es sich, daß diese Pseudopodien langsame Bewegungen ausführen, und zwar beschreiben sie den Mantel eines bald spitzen, bald sehr stumpfen Kegels, d. h. sie bleiben in ihrer ganzen Länge grade gestreckt und biegen sich nur an ihrer Basis; doch kann die Biegung sich auch auf ihre ganze Länge erstrecken (vergl. Fig. 1). Niemals habe ich bemerkt, daß alle Pseudopodien zugleich diese nutierenden Bewegungen ausführten, sondern immer nur einzelne (2—3). Wenn sie bei ihrer Drehung ein benachbartes Pseudopodium anstießen, so geriet dieses auch oft in Bewegung, oder wenn dies nicht geschah, richtete sich das nutierende wieder auf.

Eine der geschilderten ähnliche Bewegung der Pseudopodien ist noch nicht häufig beobachtet worden. Seit längerer Zeit bekannt ist sie bei Amoeba radiosa, wo nach den Beobachtungen Bütschlis[3]) die strahlenförmigen Pseudopodien allerdings nur bisweilen mit ihren feinen Enden leicht hin- und herschwingen, oder sich, wie bei unserm Organismus, drehend bewegen. Podostoma soll nach Lachmann[4]) mit seinen Pseudopodien lebhaft geißelnde Bewegungen ausführen, verhält sich also anders als Camptonema; dasselbe gilt für den von Gruber[5]) kurz beschriebenen Polymastix, der vielleicht überhaupt ein Flagellat mit zahlreichen Geißeln

---

[1]) Vgl. F. E. Schulze, Rhizopodenstudien I. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 10. 1874. S. 339.

[2]) R. Hertwig und E. Lesser, Über Rhizopoden und denselben nahe stehende Organismen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 10. Suppl. 1874. S. 65.

[3]) O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen in Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXX. 1878. S. 205.

[4]) Claparède et Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes, Genève 1858—1859.

[5]) A. Gruber, Die Protozoen des Hafens von Genua, Halle 1884. Polymastix ist vielleicht identisch mit Multicilia Cienkowsky.

ist. Die langen fadenrfömigen Pseudopodien von Trichosphaerium führen nach eigenen Beobachtungen ganz ähnliche langsame Nutationen aus, wie diejenigen unseres Tieres.

Wie schon zu Anfang erwähnt wurde, zeigen die Pseudopodien von Camptonema außer der eben geschilderten Bewegung bei Berührung mit fremden Körpern die Erscheinung des Umbiegens oder Umknickens. Wenn z. B. die Schwärmspore einer Alge in den Pseudopodienwald gerät, so sieht man, wie alle berührten Pseudopodien an den Berührungsstellen plötzlich umknicken und sich um die Spore herumlegen. Bei genauerer Untersuchung zeigt es sich, daß die Pseudopodien nur bis zur Knickungsstelle den Achsenfaden deutlich erkennen lassen, während der distale umgeknickte Teil nur aus dem höckerigen hyalinen Hüllplasma zu bestehen schien; die varicösen Anschwellungen waren hier noch größer und unregelmäßiger geworden (Fig. 3). Fig. 4 zeigt das Ende eines solchen geknickten Pseudopodiums, das sich um eine Alge gelegt hat; das hyaline Plasma hat sich in einzelne Kugeln zusammengezogen, die nur durch dünne Plasmabrücken mit einander zusammenhängen und auf der Oberfläche der Alge festgeklebt sind. Einen ähnlichen Zerfall der Pseudopodienenden bei starker Reizung konnte auch Bütschli[1]) bei Reticulosen beobachten.

Kleine Organismen kommen selten wieder aus der Umarmung der offenbar sehr klebrigen Pseudopodien los; vielmehr werden sie ziemlich schnell von den letzteren, die hierbei ein ganz wirres Knäuel bilden, in den Weichkörper hineingezogen. Die Achsen der Pseudopodien konnte ich während dieses Vorgangs nur innerhalb des Weichkörpers noch deutlich erkennen.

Einmal beobachtete ich, daß ein größeres gefangenes Infusor sich von den Pseudopodien wieder losriß, und es dauerte sehr lange, bis alle beteiligten Strahlen wieder aufgerichtet waren. Die Streckung geht also im Gegensatz zur Knickung sehr langsam vor sich. Hierbei wird im distalen Teil des Pseudopodiums allmählich der Achsenfaden wieder deutlich: doch vermag ich nicht zu sagen, ob er einfach vorgestreckt wurde oder sich neu bildete, weil er hyalin ist und an seinem Ende sich kaum in seinem Lichtbrechungsvermögen vom Hüllplasma unterscheidet. Erwähnenswert ist noch, daß die Knickung des Pseudopodiums an jeder Stelle, von der Spitze bis zur Basis, erfolgen kann.

Eine derartige Fähigkeit der Pseudopodien, bei Berührung .umzuknicken, also eine richtige Fangbewegung auszuführen, ist meines Wissens bei Rhizopoden noch nicht beobachtet worden. Bei Sticholonche zanklea[2]) vermögen die Pseudopodien, die ebenfalls starr und mit Achsen versehen sind, sich allerdings auch plötzlich umzulegen und dann allmählich wieder aufzurichten, doch erfolgt die Bewegung aller in Reihen angeordneter Pseudopodien gleichzeitig und dient zur ruderartigen Fortbewegung des pelagisch lebenden Organismus. Interessant ist es auch, daß Hertwig und Lesser[3]) bei dem oben erwähnten Dactylosphaerium die höckrigen Pseudopodien unter ähnlichen Erscheinungen wie bei Camptonema collabieren sahen: „es macht den Eindruck, als wenn ganz plötzlich das Pseudopodium seinen Turgor verlöre". Camptonema unterscheidet sich aber wesentlich dadurch, daß nur der vom Berührungspunkt distal gelegene Teil kollabiert.

Bemerkenswert ist noch, daß die Zahl der Pseudopodien nicht sehr bedeutend ist: bei mehrmaligem Zählen, wobei allerdings kleine Irrtümer nicht ausgeschlossen sind, erhielt ich die Zahl von 50—60.

---

[1]) Vergl. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schwämme und das Protoplama. Leipzig 1892. S. 68.

[2]) Vergl. R. Hertwig, Studien über Rhizopoden, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 11. 1877. S. 324.

[3]) a. a. O.

Die Locomation des ganzen Tieres erfolgt sehr langsam, und zwar konnte ich zwei verschiedene Modi beobachten. In dem einen Falle lag der Weichkörper direkt der Unterlage auf, während die Pseudopodien nur von der freien Oberfläche ausgestreckt wurden. Das Tier bewegte sich kriegend unter amoeboiden, nicht sehr ausgiebigen Gestaltsveränderungen. Im andern Falle ruhte der Organismus auf den Spitzen der allseitig ausstrahlenden Pseudopodien und geriet, wenn letztere sich bewegten, auch in rollende Bewegung, die ruckweise erfolgte. Beide Bewegungsarten sind auch bei verschiedenen Heliozoen[1]) beobachtet worden. Über die Fortpflanzung des Camptonema habe ich nichts ermitteln können. —

Ich wende mich nun zu den Beobachtungen, die ich am konservierten Tier machen konnte. Die Konservierung ist zu Anfang erwähnt worden. An dem mit Nelkenöl aufgehellten vorher mit Brasilin gefärbten Totalpräparat zeigte sich der Weichkörper mit einer großen Anzahl rundlicher, stark rot gefärbter Kerne erfüllt. Die Kerne besaßen einen Durchmesser von 0,008—0,01 mm, und ich konnte 52 zählen; eine feinere Struktur ließ sich an ihnen nicht erkennen, sie waren gleichmäßig rot gefärbt und zeigten im Innern einige stärker lichtbrechende aber nicht stärker gefärbte Kugeln von etwa 1 μ Durchmesser (Nucleolen?). Über die Pseudopodienachsen konnte ich auch an diesem Präparat nichts Genaueres ermitteln, weil sie ungefärbt geblieben waren und überdies im Nelkenöl ihr starkes Lichtbrechungsvermögen einbüßten. Um so leichter gelang dies aber auf der Schnittserie, deren Behandlung zu Anfang angegeben ist. Während die Kerne den roten Brasilinfarbstoff zurückhielten, wurden die Pseudopodienachsen vom Haematoxylin tief schwarzblau gefärbt, und das übrige Plasma nahm nur einen leicht bläulichen Ton an.

Schon bei Anwendung schwacher Linsen zeigte es sich, daß die Achsenfäden ganz unregelmäßig, kreuz und quer durcheinander im Weichkörper verlaufen; manche von ihnen traten in den Weichkörper auf einer Seite ein und erstreckten sich bis ganz in die Nähe der gegenüberliegenden (vergl. Fig. 5 und 6). Bei starker Vergrößerung ergab sich nun das interessante Faktum, daß jeder Achsenstrahl zu je einem Kern verläuft und sich auf demselben mit einer gleichmäßig dunkelblau gefärbten Kappe befestigt. Natürlich konnte ich nicht alle Pseudopodien auf ihrer ganzen Länge bis zum Kern verfolgen, aber doch einige, wie Fig. 5 und 6 zeigen, und bei allen Kernen war die blaue Kappe, meist mit einem daran sitzenden mehr oder minder langen Stück der Pseudopodienachse zu erkennen. Bei Untersuchung mit sehr starker Vergrößerung (2000) ergaben sich noch einige Einzelheiten. Die Kerne besitzen eine deutlich doppelt konturierte Membran (Fig. 7 und 8). Das Innere zeigt eine sehr feine Wabenstruktur (Wabendurchmesser kaum 1 μ); die Wände der Waben haben sich gleichmäßig rot gefärbt, während die Räume der Waben farblos sind, was wohl darauf beruht, daß das Chromatin in der Wandsubstanz der Waben sehr fein suspendiert ist. An der Membran bilden die Waben einen Alveolarsaum. Die schon oben erwähnten, stark lichtbrechenden Kugeln befinden sich in Ecken des Maschenwerks (Fig. 7 und 8). Alle Kerne zeigten denselben Bau; ihre Gestalt war bald rund, bald oval, birnförmig oder lang gestreckt (Fig. 8). Die dem Kern aufsitzende Pseudopodienkappe weist keine Struktur auf, sondern sie ist gleichmäßig dunkelblau gefärbt. Wie Fig. 7 und 8 zeigen, erstreckt sie sich von einem Pol des Kerns, wo sie am dicksten ist, bis ungefähr zum Äquator, wo sie, allmählich dünner werdend, schließlich aufhört. Die Kappe kann am besten mit einer Zipfelmütze verglichen werden, die dem Kern, wie einem Kopf aufsitzt. Der Zipfel geht allmählich in die Pseudopodienachse über. Während die letztere im Leben keine Struktur aufweist, zeigt sie am gefärbten Objekt noch zusammengesetzten Bau. Der

[1]) Vgl. O. Bütschli, Protozoa in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Bd. I. S. 290.

zentrale Teil des Fadens bleibt nämlich ungefärbt, während die Rindenschicht sich ebenso dunkel wie die Kernkappe färbt. Auf Querschnitten (Fig. 5, 6, 7) erscheint daher eine farblose Scheibe, die konzentrisch in einem gefärbten Ring gelegen ist. Der farblose Achsenteil läßt sich auch in die Kernkappe ein kurzes Stück hinein verfolgen, um dann allmählich undeutlich zu werden (Fig. 7 und 8). Der Umstand, daß die Kernkappen oft unregelmäßige Gestalt aufweisen und mit Buckeln und Ausbuchtungen versehen sind, spricht dafür, daß sie aus im Leben zähflüssiger Substanz bestehen.

Die vacuoläre Plasmastruktur ist auf den Schnitten deutlicher als im Leben (vergl. die Figuren). Die in Fig. 9 dargestellte schematische Rekonstruktion des Zusammenhangs der Kerne mit den Pseudopodien erklärt sich nach dem Gesagten von selbst.

Die systematische Stellung des Camptonema läßt sich nicht sicher bestimmen. Wegen seiner strahlenförmigen Pseudopodien scheint er den Heliozoen am nächsten zu stehen, doch sind wiederum gerade die Pseudopodien das Eigenartigste an ihm. In der Bewegung der Pseudopodien und in ihrer Verbindung mit dem Kern zeigt unser Organismus aber eine gewisse Ähnlichkeit mit der von R. Hertwig[1]) beschriebenenen Sticholonche. Auf die Bewegung habe ich schon oben hingewiesen. Dort ist nur ein Kern vorhanden, auf dessen Membran die Pseudopodien alle sich mit kegelförmigen Verbreiterungen befestigen. Hieraus ist zwar auf eine nähere Verwandtschaft unseres Tieres mit Sticholonche kaum zu schließen, doch scheint es mir gerechtfertigt, Camptonema ebenso wie Sticholonche anhangsweise und provisorisch bei den Heliozoen unterzubringen.

Was dem Camptonema besonderes Interesse verleiht, sind zwei Punkte, erstens die Bewegung der Pseudopodien und zweitens die Verbindung derselben mit dem Kern.

Daß zwischen den drei Bewegungsmodi, die sich am Protoplasma der Protozoen finden, der Plasmaströmung, der Geißel- und Flimmerbewegung, kein fundamentaler Gegensatz besteht, ist durch die Bemühungen zahlreicher Forscher bewiesen. Man hat Amoeben mit Geißeln[2]), Heliozoen mit Geißeln,[3]) Flagellaten mit Cilien[4]) und viele andere Übergangsformen gefunden, die zugleich zweierlei Locomotionsdifferenzierungen aus ihrem Plasma bildeten. Auch die Umbildung von Pseudopodien in Geißeln hat man gesehen (Podostoma). Die Pseudopodienbewegung von Camptonema scheint mir nun auch eine Mittelstellung zwischen den drei Bewegungsmodi einzunehmen. Erstens zeigen die Pseudopodien Strömungserscheinungen, wenn auch nicht bedeutende, zweitens führen sie drehende Bewegungen aus, die als Vorstufe der Geißelbewegung gelten können, und drittens scheint mir die Knickbewegung eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Schlagen einer Cilie aufzuweisen; eine Mittelstufe zwischen der echten Wimperbewegung und dem Knicken der Pseudopodien kann die koordinierte Umlegung der Pseudopodien von Sticholonche bilden.

Die Verbindung der Pseudopodien mit den Kernen ist ebenfalls von allgemeinerm Interesse; sie läßt die Vermutung aufkommen, daß der Kern bei der Bewegung der Pseudopodien eine bedeutende Rolle, vielleicht als regulatorisches Zentrum, spielt. Für die letztere Vermutung kann die Tatsache sprechen, daß bei Camptonema mit zahlreichen Kernen, die mit je einem Pseudopodium in Verbindung stehen, jedes Pseudopodium allein bewegt werden kann, während

[1]) a. a. O.
[2]) Mastigamoeba F. E. Schulze.
[3]) Dimorpha Gruber.
[4]) Die Cilioflagellaten.

bei Sticholonche, die nur einen Kern besitzt, von dem alle Pseudopodien ausgehen, nur eine gleichzeitige Bewegung der letzteren vorkommt.

Eine weitere Stütze für die Ansicht, daß der Kern bei der Bewegung eine Rolle spielt, dürfte darin zu finden sein, daß bei den verschiedensten Organismen Beziehungen des Kerns zu den locomotorischen Differenzierungen des Plasmas vorzuliegen scheinen. Ohne genauer auf die gesamte Literatur einzugehen, möchte ich nur einige Beispiele anführen, bei denen eine Verbindung des Kerns mit Geißeln oder Wimpern nachgewiesen ist.

Bei Mastigamoeba steht die Geißel nach F. E. Schulzes[1]) Beobachtungen mit dem Kern in Verbindung, was Frenzel[2]) bei dieser Form und zahlreichen verwandten Arten bestätigte. Bei Dimorpha mutans gehen nach Blochmann[3]) nicht nur die Pseudopodien, sondern auch die Geißeln vom Kerne aus. Klebs hat bei verschiedenen Flagellaten die Geißel tief in das Plasma bis in die Nähe des Kerns verfolgt. Dasselbe Verhalten zeigen die Schwärmsporen mancher Protozoen (z. B. Noctiluca). Bei Metazoen weisen die Spermatozoen auf manchen Entwickelungsstadien eine täuschende Ähnlichkeit mit den Kernen und den daran befestigten Pseudopodien von Camptonema auf.[4]) Jedenfalls ist es in zahlreichen Fällen gelungen, in der Entwickelung der Spermatozoen[5]) eine Verbindung des Kerns mit dem Schwanzfaden nachzuweisen. Zum Schluß sei erwähnt, daß man auch bei manchen Flimmerepithelzellen die Wimpern in das Plasma hinein bis in die Nähe des Kerns hat verfolgen können. Genauer hoffe ich diese Fragen bei anderer Gelegenheit behandeln zu können.

[1]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien V. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 11. 1875. S 587.

[2]) Frenzel in Bibliotheca Zoologica. Bd. II. 1390—1892. Heft 12. Taf. III—V.

[3]) F. Blochmann, Zur Kenntnis von Dimorpha mutans Grub. Biologisches Zentralblatt. Bd. XIV. 1874. Nr. 5. S. 197.

[4]) Vgl. O. Bütschli, Nähere Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd XXI. 1871. Taf. XL. XLI.

[5]) Vgl. F. Herrmanns Referat über das Urogenitalsystem in Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1892. S. 202.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Alle Figuren beziehen sich auf Camptonema nutans n. g. n. sp.

Fig. 1. Camptonema nutans, nach dem Leben. Das Tier hat eine einzellige Alge mit den Pseudopodien ergriffen. Klönne und Müllers Oc. IV. Obj. 5. Vergr. etwa 300.

Fig. 2. Ein ausgestrecktes Pseudopodium von Camptonema, nach dem Leben. Klönne und Müllers Oc. IV. Obj. 8. Vergr. etwa 770.

Fig. 3. Ein geknicktes Pseudopodium von Camptonema nach dem Leben. Klönne und Müllers Oc. IV. Obj. 8. Vergr. etwa 770.

Fig. 4. Ende eines geknickten Pseudopodiums, das eine einzellige Alge gefaßt hat. Nach dem Leben. Klönne und Müllers Oc. IV. Obj. 8. Vergr. etwa 770.

Fig. 5 und 6. Zwei Schnitte aus einer Schnittserie von Camptonema (mit Sublimat konserviert, mit Brasilin gefärbt und nach dem Schneiden mit Eisenalaun und Hämatoxylin nach Benda-Heidenhain behandelt). *n* Kerne mit den Pseudopodienkappen. Zeiß' homog. apochrom. Immers. Ap. 1.30. Compens. Oc. IV. Vergr. etwa 700.

Fig. 7 und 8. Zwei Kerne mit Pseudopodienkappe aus einem Schnitt durch Camptonema. Fig. 7 mit umgebendem Protoplasma und zwei durchschnittenen Pseudopodienachsen. Zeiß' homog. apochrom. Immers. Ap. 1.30. Comp. Oc. XII. Vergr. etwa 2000.

Fig. 9. Schematische Rekonstruktion von Camptonema, um die Verteilung der Kerne und den Ansatz der Pseudopodien zu zeigen.

Fig. 1—8 sind mit dem Winkelschen Zeichenapparat entworfen.

Über den Dimorphismus der Foraminiferen.

Seit drei Jahren mit dem Studium des Baues und der Fortpflanzung der Foraminiferen beschäftigt, glaube ich bei einigen Formen alle Entwicklungsstadien häufig genug beobachtet zu haben, um ihre Lebensgeschichte schildern zu können. Den komplizierten Entwicklungszyklus von Calcituba polymorpha Roboz habe ich bereits an anderer Stelle[1]) ausführlich beschrieben. Im Folgenden soll die Fortpflanzung und Entwicklung von Polystomella crispa L. behandelt werden. Diese Form beansprucht besonderes Interesse durch die Erscheinung des Dimorphismus, und ich hoffe, daß diese letztere durch die Lebensgeschichte von Polystomella eine Erklärung erhält. Da jedoch, wie ich glaube, die Frage des Dimorphismus der Foraminiferen nicht allgemein bekannt ist, will ich eine kurze Übersicht der bisherigen Forschungen über diesen Gegenstand vorausschicken. Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur wird in meiner ausführlichen Abhandlung gegeben werden.

Der Entdecker des Dimorphismus der Foraminiferen ist M. von Hantken. Dieser Geologe fand bei den Nummuliten des ungarischen Tertiärs jede zoologische Spezies in zwei, durch gewisse Verschiedenheiten charakterisierten Formen vor. Während diese beiden Formen in allen zur Speziesbildung benutzten Charakteren übereinstimmten, fand sich stets ein Unterschied in der Größe der ganzen Tiere und ihrer Zentralkammern. Die Individuen von größerem Schalendurchmesser hatten immer eine Zentralkammer von kaum wahrnehmbarer Größe, während die kleineren eine große innerste Kammer besaßen. Von Hantken glaubte zwei verschiedene, wenn auch nah verwandte Spezies vor sich zu haben. — Erst als es bekannt wurde, daß bisweilen ein großer Unterschied in dem numerischen Verhältnis beider Formen an denselben Lokalitäten (geologischen Schichten) bestände, kam man auf die Idee, daß die beiden Formen nur Stadien derselbe Spezies seien. Es war ja nicht erklärt, warum die in allen wichtigen Charakteren übereinstimmenden Formen sich unter denselben Lebensbedingungen nicht auch gleich stark fortpflanzen sollten. Munier-Chalmas[2]) sprach zuerst diesen Gedanken für die Nummuliten aus, ohne freilich seine Berechtigung beweisen zu können, was ohne Kenntnis der Fortpflanzung nicht möglich ist. Auf Grund der Annahme, daß die beiden Formen nur „Faziesformen“ derselben Art seien, gab es nun zwei Möglichkeiten zur Erklärung ihres Verhältnisses zu einander; entweder konnten sie von ihrem Entstehen („initial“) an verschieden sein oder die Verschiedenheit war erst durch die Entwicklung herbeigeführt. Da Munier-Chalmas nun keine ganz jungen

[1]) F. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen, I. Calcituba polymorpha Roboz. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LIX. 1895.

[2]) Munier Chalmas, Etudes sur les nummulites etc. Bull. soc. geol. France. 1880. Sér. 3. vol. VIII.

Exemplare der großen Form mit kleiner Zentralkammer fand, so wies er die erste Möglichkeit des Getrenntseins von Anfang an zurück und stellte eine etwas kühne Hypothese zur Erklärung des Dimorphismus, wie er diese Erscheinung nannte, auf. Die Zentralkammer der kleinen Form (nach ihm kurz Form A) soll in einem bestimmten Alter aufgelöst und durch eine Windung kleiner Kammern ersetzt werden; so entstehe die Form B, die nun noch weiter wachsen könne. Die Möglichkeit, daß der Dimorphismus durch Geschlechtsdifferenzen bedingt sei, weist er zurück, als für so niedere Formen nicht zulässig; freilich sprach hiergegen auch das Fehlen von Jugendstadien der Form B. — Diese Hypothese haben Munier-Chalmas und sein Mitarbeiter Schlumberger in einer ganzen Reihe von Abhandlungen zu befestigen versucht. — Jedenfalls haben diese Forscher das Verdienst, den Dimorphismus bei einer großen Anzahl von Formen (23 Genera) nachgewiesen zu haben.

Bei Milioliden zeigt sich der Dimorphismus, abgesehen von der verschiedenen Größe der Embryonalkammern (Megasphäre und Mikrosphäre Schlumbergers auch noch in gewissen Zahlengesetzen der Kammern der innersten Windungen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann.[1])

Wie von Hantken ist auch de la Harpe[2]) ein Gegner des Munier-Chalmasschen Erklärungsversuches und es ist ihm gelungen, die Unhaltbarkeit desselben für die Nummuliten nachzuweisen. Er weist zunächst darauf hin, daß sich niemals Übergangsstadien der Resorption oder des Aufbaus neuer Kammern in der Zentralkammer finden lassen und zeigt dann, daß die ersten 8—11 Windungen beider Formen sich, was die Enge der Spirale und die Größe und Zahl der Kammern betrifft, ganz verschieden verhalten. Hieraus folgt, daß bei einem Umbau der Schale der größte Teil derselben eingerissen werden müßte, was nie beobachtet worden ist. — Schon 1870 hatte M. Fischer[3]) die Idee ausgesprochen, daß der Dimorphismus sich vielleicht durch eine zweifache Art der Fortpflanzung erklären lasse, doch wurde diese Hypothese nicht in weiteren Kreisen bekannt.

Erst im Jahre 1893 hat Ernst van den Broek[4]) dieselbe Idee von neuem mit mehr Nachdruck betont und zu einer Hypothese ausgebaut. Nach ihm sollen die megalosphärische und mikrosphärische Form von Anfang an getrennt sein und zwar soll die Verschiedenheit der Embryonalkammern ihren Grund in der zweifachen Art der Fortpflanzung haben. Die Megasphäre soll durch Teilung des Plasmas außerhalb des Muttertiers (Fissiparité, Ectogenèse) die Mikrosphäre durch innere Knospung (gemmiparité, endogenèse) entstehen. Neue Tatsachen weiß van den Broek für diese Hypothese nicht anzuführen. — Goes[5]) vermutet, daß die megasphärischen Individuen bei der Fortpflanzung aus den reifsten, größten Kammern ihren Ursprung nehmen, während die mikrosphärischen Formen aus den noch „larvalen“ Charakter tragenden kleinsten

---

[1]) Munier-Chalmas et Schlumberger, Note sur les Miliolidées etc. Bull. soc. géol. France. 5. sér. tom. XIII. 1875. — M. Schlumberger. Sur le Biloculina depressa d'Orb. etc. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Rouen 1883.

[2]) De la Harpe, Sur l'importance de la loge centrale chez les Nummulites. Bull. soc. géol. France. sér. 3. tome IX. 1881.

[3]) M. Fischer, Bryozoaires, Echinodermes et Foraminifères marins etc. Actes Soc. Linnéenne de Bordeaux. vol. XXIII. 1870.

[4]) E. van den Broek, Etude sur le dimorphisme des Foraminifères et des nummulites en particulier. Bull. soc. Belg. géol. 1893. tome VII.

[5]) A. Goes, Om den så kallede „verkliga“ dimorfismen hos Rhizopoda reticulata. Bib. Svenska Vet. Acad. Handl. 1889. Bd. 15. Nr. 2.

Kammern hervorgehen. Weil er glaubt, daß sich zwischen den megasphärischen und mikrosphärischen Formen Übergänge finden, schlägt er für diese Erscheinung den Namen Polymorphismus vor.

Wichtige Tatsachen zur Kenntnis des Dimorphismus brachte eine Arbeit von Lister[1]) welcher den Dimorphismus von Polystomella entdeckte und nachwies, daß die beiden Formen sich nicht allein durch die Größe ihrer Zentralkammern. sondern auch durch ihre Kernverhältnisse unterscheiden. Die mikrosphärische Form ist während der längsten Zeit ihres Lebens vielkernig, die megalosphärische einkernig. Außerdem gelang diesem Forscher der Nachweis der Schwärmerbildung bei Polystomella. Er fand meistens Isosporenbildung, jedoch einmal auch Anisosporen. Lister glaubt daher, daß bei den dimorphen Foraminiferen ähnliche Verhältnisse, wie bei den Radiolarien vorliegen und daß sich der Dimorphismus durch einen Generationswechsel zwischen Iso- und Anisosporen bildenden Individuen erklären lasse. — Einige Zeit vor dem Erscheinen der Listerschen Arbeit hatte ich selbst[2]) in einer kurzen vorläufigen Mitteilung unter anderen Beobachtungen auch die Fortpflanzung von Polystomella geschildert; dieselbe erfolgte durch sogenannte Embryonenbildung, also vollständig anders als sie Lister später beschrieb. Das Plasma floß nach meinen Beobachtungen aus der Schale heraus und teilte sich in zahlreiche Stücke, welche sich abrundeten und sogleich Schale absonderten. Zwar hatte ich zu jener Zeit schon Schwärmerbildung bei Polystomella und anderen Formen beobachtet, doch hielt ich die Sporen für Parasiten, weil ich noch nicht die Kernveränderungen, welche zur Schwärmerbildung führen, kannte. Bald darauf gelang es mir aber bei Hyalopus[3]) eine zweifache Art der Fortpflanzung, durch Teilung und Schwärmerbildung, sicher nachzuweisen und kann ich nunmehr auch bei Polystomella die Richtigkeit der Listerschen Beobachtungen in allen wichtigen Punkten bestätigen, zugleich aber auch meine eigenen früheren Resultate aufrecht erhalten.[4]) *Es finden sich also bei Polystomella zwei Fortpflanzungsmodi, die Embryonenbildung oder Teilung des Plasmas und die Schwärmerbildung. Die erstere ist typisch für die mikrosphärische Form und liefert megalosphärische Individuen, die letztere charakterisiert die megalosphärische Form und liefert mikrosphärische Individuen. Der Dimorphismus beruht demnach tatsächlich auf Generationswechsel.* Ich will nun in Kürze den Generationswechsel von Polystomella schildern.

1. Die mikrosphärische Generation.

Durch Zufall gelang es mir, junge Stadien der mikrosphärischen Form zu erhalten. Ich hatte, um die Umwandlung der Sporen eines anderen Rhizopoden (Trichosphärium) zu verfolgen, Deckgläser, an einem Faden befestigt, senkrecht in ein großes Aquarium gehängt, so daß sie zirka 2 cm über dem Boden schwebten. In dem Aquarium befanden sich außerordentlich zahlreiche Polystomellen, die ich aus Rovigno vor nicht langer Zeit erhalten hatte. Mehrmals fand ich nun auf den Deckgläsern schon nach zweitägigem Hängen junge, 8—15 kammerige Polystomellen mit Mikrosphäre. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß diese Individuen aus den Sporen entstanden sind, denn beschalte Embryonen von Polystomella schwimmen nicht und es

---

[1]) J. J. Lister, Contributions to the life-history of the Foraminifera. Proc. Royal Soc. 1894. Vol. 56.

[2]) F. Schaudinn, Die Fortpflanzung der Foraminiferen etc. Biol. Zentralbl. Bd. XIV. Nr. IV. 1894.

[3]) Derselbe, Die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus (Gromia dujardinii M. Schultze). Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1894. Nr. 1.

[4]) Während der Niederschrift dieses Aufsatzes erhalte ich brieflich von Lister die Nachricht, daß er nun mehr auch die von mir geschilderte Art der Fortpflanzung bei Polystomella gefunden hat und stimmen wir nun mehr wohl auch in bezug auf den Dimorphismus überein.

ist wohl auch kaum denkbar, daß die kleinen, nur selten zu findenden, mikrosphärischen Jungen sich an dem Oberflächenhäutchen befanden (wo ich sie nie beobachtet habe) und nun in zwei Tagen zufällig gerade den Faden gefunden hätten und an ihm bis zu dem senkrecht hängenden Deckglas gekrochen wären. Diese kleinen Polystomellen besaßen schon eine beträchtliche Anzahl sehr kleiner (1—3 μ) Kerne. In einem 9kammerigen Individuum, dessen Embryonalkammer einen Durchmesser von 9 μ zeigte, konnte ich 28 kleine gefärbte Brocken zählen. (Leider gelang es mir bisher nicht, noch jüngere beschalte Stadien der mikrosphärischen Generation zu finden.) Die kleinen Kerne sind rundliche oder unregelmäßig eckige Brocken, die keinerlei Struktur erkennen lassen, sondern einfache Chromatinstückchen darzustellen scheinen. Ich habe nun vom 8kammerigen Stadium ab alle Stadien der mikrosphärischen Form teils selbst in Aquarien gezogen, teils aus Grundproben herausgesucht und glaube behaupten zu können, daß die zahlreichen Kerne dieser Generation ähnliche Umwandlungen erfahren, wie ich sie bei Calcituba[1]) geschildert habe. Nämlich anfangs homogen, werden sie amöboid und nehmen Flüssigkeitstropfen aus dem umgebenden Plasma auf; hierauf runden sie sich ab, erhalten eine Membran und bilden sich zu bläschenförmigen Kernen um, die anfangs eine wabige Struktur zeigen, mit fein verteiltem Chromatin; dann sammelt sich aber das letztere in zahlreichen rundlichen oder unregelmäßig eckigen Brocken von verschiedener Größe an, bis schließlich der ganze Kern damit erfüllt ist; das Liningerüst ist nun nicht mehr sichtbar, sondern die Chromatinkörper liegen durch farblose Flüssigkeit getrennt im Kern. Die Angabe Listers, daß die Kerne der äußeren, d. h. größeren jüngeren Kammern größer sind als die der inneren, kann ich bestätigen; meistens sind sie auch den inneren Kernen in der geschilderten Entwicklung etwas voraus und erleichtert dieser Umstand sehr die Kombination der Stadien. Wenn die reproduktive Periode der mikrosphärischen Form beginnt, so wird die Membran der bläschenförmigen, mit zahlreichen Chromatinkörpern erfüllten Kerne aufgelöst und Chromatinbrocken treten frei in das Plasma; durch die lebhaften Strömungen im Plasma werden sie allmählich überallhin verstreut und auch in ihrer Gestalt verzerrt und verzogen, so daß die größeren unter ihnen oft lange amöboide Stränge bilden. (Dies sind wohl die „irregularly branched and deeply staining strands“ Listers[2]). Wenn das ganze Plasma mit den unregelmäßigen Chromatinkörnern und Strängen ziemlich gleichmäßig erfüllt ist, fließt es aus der Schale heraus und teilt sich unter lebhafter Pseudopodienbildung in zahlreiche Stücke, die sich entweder bald oder erst nach längerem Umherwandern abrunden, Schale absondern und nun sich zu den jungen Polystomellen der megalosphärischen Generation umbilden. Gewöhnlich zeigen die Embryonen nicht sehr bedeutende Größenunterschiede, ihr Durchmesser schwankt zwischen 70 und 90 μ. Doch habe ich einige Male auch eine außerordentlich verschiedene Größe der Jungen desselben Muttertieres gefunden. Während die kleinsten 10 μ maßen, zeigen die größten einen Durchmesser von 120 μ. Die kleinsten Embryonen stimmten demnach mit den aus Sporen entstandenen mikrosphärischen Individuen überein, doch lehrte die weitere Entwicklung der ersteren, daß ihre Kernverhältnisse andere waren, als bei den letzteren. Zwischen den kleinsten und den größten Embryonalkammern konnte ich bei ganz jungen, wie bei erwachsenen Tieren alle Übergänge konstatieren; man kann demnach bei Polystomella wohl kaum von einem Dimorphismus der Embryonalkammern sprechen, sondern der Dimorphismus bezieht sich vielmehr auf die Kernverhältnisse, wie Lister richtig erkannt hat. Bei Discorbina, wo die Embryonen meistens

[1]) F. Schaudinn, l. c., Unters. an Foram., I. Calc. polymorpha Roboz.

[2]) J. J. Lister, l. c., Contrib. to the liefe-history of the Foraminifera, p. 156.

in der Schale des Muttertieres gebildet werden, scheint mir die Erklärung, die Goes[1]) für die große Variabilität der Embryonalkammer (Polymorphismus) gegeben hat, das Richtige getroffen zu haben. Denn bei dieser Form kann man oft beobachten, daß in den größeren Kammern mit weiter entwickelten Kernen auch größere Embryonen entstehen als in den inneren, kleinen Kammern. (NB. bei Discorbina finde ich keine Sporenbildung.) Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß bei Polystomella die Individuen mit kleiner Embryonalkammer die charakteristischen Schalenskulpturen, ich meine die Fortsätze, welche von den Kammerrändern nach rückwärts sich über die nächst vorangehende Kammer schlagen, erst sehr spät zeigen. Meistens kann man sie erst an der zwanzigsten bis fünfundzwanzigsten Kammer finden, während bei großer Embryonalkammer schon die zweite Kammer diese Fortsätze zeigt. Auch in diesem Verhalten lassen sich alle Übergänge von den kleinkammerigen bis zu den großkammerigen Individuen auffinden.

2. Die megalosphärische Generation.

Da die sich fortpflanzenden Individuen entweder auf Deckgläser oder auf Ulven gebracht waren, gelang es leicht, alle wünschenswerten Stadien zu konservieren und auch zu isolieren und weiter zu züchten.

Bei den jungen 1- und 2kammerigen Embryonen findet man noch dieselben Kernverhältnisse wie beim Muttertier, d. h. das Protoplasma ist mit unregelmäßigen Brocken von färbbarer Kernsubstanz erfüllt. Beim weiteren Wachstum wird nun ein Teil der Chromatinstücke zu einem größeren Ballen vereinigt, der allmählich sich ganz zu einem soliden Klumpen zusammenzieht. Dieser Klumpen von Kernsubstanz entwickelt sich zu dem Kern der megalosphärischen Generation, der ja schon lange bekannt ist[2]); doch wird, soweit meine Beobachtung reicht, niemals alles Chromatin zum Bau dieses Kernes verwendet, sondern ein Teil bleibt verteilt im Plasma und wird beim weiteren Wachstum durch alle Kammern zerstreut. Den großen Chromatinklumpen will ich zum Unterschiede von den kleinen Chromatinbrocken Prinzipalkern nennen. Er ist also durch Verschmelzung eines Teils der letzteren entstanden. Der Prinzipalkern ist anfangs homogen, wird aber durch dieselben Veränderungen, wie die kleinen Kerne der mikrosphärischen Generation, bläschenförmig; ebenso wie letztere gibt er wiederholt Chromatinpartikel an das Protoplasma ab. Die kleinen Brocken, die bei der Bildung des Prinzipalkerns nicht verbraucht wurden, werden ebenfalls zu kleinen bläschenförmigen Kernen und dürften dies wohl die größeren nucleolenhaltigen Stücke sein, die sich nach Lister vom Hauptkern abgetrennt haben. Am Ende der vegetativen Periode zerfällt der Prinzipalkern vollständig und ist nunmehr das ganze Plasma mit kleinen Kernen erfüllt.

Nicht selten wird der Prinzipalkern in mehrere Stücke geteilt dadurch, daß er von der Plasmaströmung durch mehrere Verbindungsöffnungen der Kammern zugleich hindurchgezogen wird. Die Teile verhalten sich dann wie der ganze Kern. Die Vielkernigkeit wird also erreicht durch die in die Länge gezogene multiple Kernteilung des Prinzipalkerns und durch Vermehrung der aus der Embryonalperiode übrig gebliebenen Chromatinbrocken. Die weiteren Vorgänge, die zur Sporenbildung führen, kann ich ganz übereinstimmend mit Lister schildern. Um jeden der kleinen Kerne, die inzwischen bläschenförmig geworden sind, sammelt sich etwas Plasma an und rundet sich ab; hierauf erfolgt eine karyokinetische Teilung aller Kerne (bis-

---

[1]) A. Goes, l. c.: Om de så kallede „verkliga" dimorfismen hos Rh. reticulata.

[2]) Zuerst beschrieben von F. E. Schulze, Rhizopodenstadien, VI. Arch. f. mikr. Anat. 1876. Bd. XIII.

weilen gleichzeitig), der eine Teilung des Plasmas folgt. Aus den Teilstücken entstehen die Schwärmer, die gewöhnlich gleiche Größe haben, bisweilen jedoch etwas variieren. Die Anisosporenbildung Listers möchte ich für pathologisch halten.

In seltenen Fällen habe ich beobachtet, daß die Bildung eines Prinzipalkerns unterblieb; es vermehrten sich die Chromatinbrocken selbständig, und es wurden dann keine Schwärmer, sondern wieder Embryonen gebildet. Es kann also die megalosphärische Generation sich wiederholen, bevor eine mikrosphärische folgt. Bei Polystomella kommt dies, wie gesagt, sehr selten vor (nur 3 mal bei 4300 beobachteten Individuen), bei anderen Formen scheint es häufiger zu sein (Orbitolites, Peneroplis). Es scheint mir hiernach das Resultat gerechtfertigt, daß es bei Polystomella nur bei Bildung eines Prinzipalkerns zur Schwärmerbildung kommt.

Zum Schluß möchte ich die Frage aufwerfen, ob die Sporenbildung ursprünglich allen Foraminiferen zukam oder ob sie erst später von einzelnen Formen erworben wurde. Ich glaube Gründe für die erste Ansicht anführen zu können; schon bei Gromien, den zweifellos niedrigsten Foraminiferen, findet sich Sporenbildung und habe ich in letzter Zeit nicht nur bei der häufigsten Form, der Gromia oviformis, sondern auch bei einigen neuen norwegischen Gromien und bei Shepheardella Schwärmerbildung und Fortpflanzung durch Teilung beobachtet. Auch bei Mixotheca findet sich Sporenbildung. Ich glaube daher, daß bei den Formen, die heute nur noch Embryonenbildung zeigen (z. B. nach meinen Untersuchungen Saccammina und Discorbina), die sporenbildende Generation zum Ausfall gekommen ist. Eine genaue Erörterung dieser Frage, sowie ein Vergleich mit den offenbar ähnlichen Verhältnissen bei Radiolarien[1]) wird in meiner Monographie der Foraminiferen-Organisation gegeben werden.

---

[1]) K. Brandt, Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte. 1890. 12. Heft.

Leydenia gemmipara Schaudinn, ein neuer, in der Ascites-Flüssigkeit des lebenden Menschen gefundener amoebenähnlicher Rhizopode.

Hierzu Tafel IV.

Auf der ersten medizinischen Klinik der Berliner Universität kamen während der letzten Monate zwei Kranke zur Beobachtung, die beide an Ascites litten, welcher mit großer Wahrscheinlichkeit mit malignen Neubildungen in Zusammenhang gebracht wurde. Die Punktion des Abdomens wurde wiederholt gemacht und ergab eine trübe seröse Flüssigkeit, welche relativ viel Eiweiß und viele zellige Elemente enthielt. Die mikroskopische Untersuchung dieser zelligen Elemente hat zu bemerkenswerten Beobachtungen geführt, welche Veranlassung zu der nachstehenden Mitteilung gaben.

Fall I. Louise Grand, 22 Jahre alt, wurde am 16. März in die erste medizinische Klinik aufgenommen. Das auffälligste Symptom an derselben war eine starke Auftreibung des Abdomens durch Flüssigkeit (Ascites). Gleichzeitig fand sich geringe oedematöse Anschwellung der Beine: die Venen am Abdomen waren stark ausgedehnt (caput medusae), kein Fieber. Die Untersuchung des Herzens ergab einen Herzfehler (Insufficienz der Aortenklappen), welcher zunächst als die Ursache der hydropischen Anschwellung angesehen wurde. Patientin gab an, daß sich ihr krankhafter Zustand allmählich seit September 1895 entwickelt hätte. Am 17. März wurde die erste Punktion des Bauches vorgenommen und etwa 8 l einer rötlich-gelben, trüben, stark eiweißhaltigen Flüssigkeit entleert (etwa 3 Prozent Albumen). Nach der Punktion gelang es, im Abdomen eine Anzahl rundlich knolliger Tumoren von durchschnittlich Wallnußgröße zu fühlen, deren Vorhandensein nach den späteren Punktionen (bis jetzt ist die Punktion 18 mal ausgeführt worden) immer von neuem bestätigt wurde. Die mikroskopische Untersuchung der Ascites-Flüssigkeit wurde zum ersten Male am 6. Juli vorgenommen und ergab neben ziemlich zahlreichen roten Blutkörperchen das Vorhandensein von farblosen Zellen sehr verschiedener Form und Art. Einzelne derselben waren augenscheinlich nach Größe und Glanz als weiße Blutkörperchen zu deuten. Sie ließen zum Teil die bekannten amoeboiden Formveränderungen erkennen. Außerdem fanden sich große endothelartige Zellen mit scharfen Konturen und großen ebenso scharf konturierten Kernen in der Anzahl von 1, 2 oder 3. Besondere Aufmerksamkeit erregten gewisse, in großer Zahl vorhandene rundliche, mit fettartigen Tropfen und gelbem Pigment ausgefüllte Zellen, welche gewöhnlich in größeren Gruppen nesterartig zusammenlagen und nur schwer zu trennen waren; sie fanden sich übrigens auch vereinzelt und hatten dann

teils runde, teils andere, mannigfach gestaltete Formen. An einer Anzahl dieser Zellen sah man nun borsten- oder strahlenförmige Ausläufer hervortreten, welche an sich keine auffällige Bewegung oder Formveränderung zeigten, welche aber, wie es schien, die Zellennester zusammenhielten. An einigen der vereinzelt gelegenen Zellen wurden nun stärkere Formveränderungen beobachtet, indem längere borsten- oder hakenartige Ausläufer in größerer Anzahl hervortraten, gleichzeitig auch das Protoplasma Ausstülpungen zeigte, welche bei längerer Betrachtung ihre Formen änderten. Diese und ähnliche Beobachtungen regten zu einer genaueren und konsequenteren Untersuchung der Zellgebilde in der Ascites-Flüssigkeit an, und wurden solche nach den folgenden Punktionen immer von neuem mit großer Sorgfalt und Geduld vorgenommen. Gerade in den heißen Tagen des Juli schien es, daß die Bewegungsphänomene der Zellen von auffälliger Lebhaftigkeit und Intensität waren, ja wir konnten konstatieren, daß die Bewegungsphänomene in einer Ascites-Flüssigkeit, welche bereits 3—7 Tage (steril aufbewahrt) gestanden hatte, an Lebendigkeit kaum etwas verloren hatten. Ein ganz besonderes Interesse erregten aber die viel intensiveren Bewegungsphänomene einzelner Zellen. Dieselben boten in der Regel schon bei der ersten Betrachtung eine mannigfaltigere Form dar, indem sie länglich gezogen und selbst schon mit Ausläufern versehen waren. Sie enthielten fettartige Tröpfchen und gelbes Pigment. Zuweilen war ein kleines, kernartiges Gebilde in denselben zu erkennen. Wir konzentrierten nun unsere Aufmerksamkeit auf die Beobachtung einzelner oder wenigstens kleinerer Gruppen dieser Zellen und betrachteten sie eine viertel bis eine halbe Stunde, wobei, soweit es anging, jede Erschütterung des Mikroskopes möglichst vermieden wurde. Man beobachtete nun in der Regel in den ersten Minuten keine merkliche Veränderung; dann aber begannen sie mehr oder minder lebhaft Formveränderungen zu zeigen und Ausläufer auszustrecken, welche wiederum eingezogen wurden, während an anderen Stellen ähnliche hervortraten. Hier und da traten sie büschel- oder fächerförmig hervor und hatten zuweilen eine so außerordentliche Länge, daß die Zelle wohl $^1/_3$ bis $^1/_2$ des Gesichtsfeldes einnahm. Die einzelnen Strahlen der Büschel zeigten verschiedene Länge und Dicke, nicht selten Anschwellungen, welche wechselnde Form annahmen. Zuweilen sah man glänzende Tröpfchen in die Basis der Ausläufer eintreten. Einzelne Ausläufer erstreckten sich weit hinaus und vereinigten sich an ihrem Ende mit anderen derselben Zellen zu höchst eigentümlichen zarten netzförmigen Gebilden. Endlich sah man auf der Spitze einzelner Ausläufer rundliche knopfartige, blaßschillernde, nicht ganz scharf konturierte Dinge aufsitzen, welche sich weiterhin loslösten und welche dem Bilde einer Knospenbildung und Loslösung zu entsprechen schienen. Die Bildung und Rückbildung dieser Ausläufer ging verhältnismäßig nicht langsam, im ganzen stetig von statten, ohne daß schlagende, peitschende oder vibrierende Bewegungen zu bemerken waren. Bei diesen Formveränderungen, welche mitunter in einer ganzen Gruppe von Zellen stattfanden, schoben sich einzelne ab und blieben mit den übrigen noch durch mehrere lange Fäden verbunden. Sie selbst boten für sich ebenso mannigfaltige Formveränderungen wie die übrigen dar. Außer dem Vordringen der Spitzenausläufer zeigte das Plotoplasma auch stumpfe rundliche Knospenbildung, aus welcher öfters auch noch borstenartige Pseudopodien hervortraten. Auch in solche stumpfen Knospen sah man die glänzenden Tropfen eintreten. Es sei noch bemerkt, daß in mehreren analogen Zellen Blutkörperchen gesehen wurden (eins bis mehrere). Nachdem diese bemerkenswerten Erscheinungen zu wiederholten Malen beobachtet waren, wurden wir mehr und mehr davon überzeugt, daß es sich nicht mehr um die bekannten und vielfach beschriebenen amoeboiden Bewegungen weißer Blutzellen handeln könne. Dazu waren die Zellen zu groß, dazu waren die Bewegungserscheinungen viel zu intensiv. Es drängte sich daher der Gedanke auf, daß wir es hier mit besonderen, in solcher

Weise und an einem solchen Fundorte noch nicht beobachteten Gebilden zu tun hätten, welche der Klasse der Protozoen zuzuzählen sein möchten. Dieser Gedanke gewann eine solche Festigkeit, daß wir die Präparate Herrn Geh. Rat Waldeyer zur Begutachtung vorlegten. Derselbe erkannte das bemerkenswerte Verhalten des Beobachteten an und veranlaßte uns, mit Herrn Dr. Schaudinn, Assistenten am Zoologischen Institut der hiesigen Universität, welcher sich seit mehrern Jahren mit Erforschung der Protozoen beschäftigt, in Verbindung zu treten. Derselbe hatte die Güte, auf unsere Bitte einzugehen und legt seine Beobachtungen im Anschluß an diese Mitteilungen vor.

Fall II. Der zweite Fall betrifft einen 63jährigen Mann, Bauwächter, aufgenommen am 26. Juni, welcher mit Blutbrechen erkrankt war und bei seiner Aufnahme das Vorhandensein eines Ascites erkennen ließ. Auffällige Blässe des Gesichts und der ganzen Körperhaut; allgemeine Schwäche und Magerkeit. In der Magengegend und am Nabel sind derbe Knoten zu palpieren, welche die Diagnose auf krebsartige Neubildungen begründen. Die Untersuchung des Mageninhalts bestätigte die Diagnose. (Fehlende Salzsäure, Vorhandensein von Milchsäure.) Die Punktion des Ascites wurde am 10. Juli zum ersten Male und zwar mit Rücksicht auf den vorhergehenden Fall mit besonderer Vorsicht und Sorgfalt gemacht. Die Flüssigkeit war trübe, zellenreich und wurde sofort zur Untersuchung verwendet. Die mikroskopische Untersuchung ergab ein dem vorigen Falle vollkommen analoges, ebenso überraschendes Resultat. Rote und weiße Blutkörperchen, daneben in großer Anzahl die oben beschriebenen runden Zellen mit hellen Tröpfchen und gelblichen Körnchen, an deren Rändern die Borsten- oder Bartbildung hervortrat. Sodann die großen multiformen Zellen, welche nach einiger Zeit der Ruhe in lebhafte Bewegung eintraten und die gleichen Gestaltveränderungen, Ausstrecken von Strahlen, Spitzen und Netzen, sowie die Bildung stumpfer Fortsätze erkennen ließen. Wir dürfen auf die genauere Beschreibung verzichten, da die Phänomene in auffälliger Weise denen des ersten Falles analog waren. Es sei endlich noch bemerkt, daß die Zellennester an den eingetrockneten mikroskopischen Präparaten ein ungewöhnlich blasses, fast homogenes Aussehen hatten, aus welchem die Tropfen durch Konturen sich hervorhoben. An den Rändern dieser Nester traten mattglänzende homogene Gebilde hervor, die Formen von Armen, Knospen oder Pilzen nachahmend. Auch die Zellen dieses zweiten Falles hatte Herr Schaudinn die Güte zur Untersuchung zu übernehmen. Zum Schlusse möchte ich dankend anerkennen, daß die Herren Stabsarzt Dr. Huber und Oberarzt Dr. Michaelis mich bei diesen Untersuchungen unterstützt haben.

E. von Leyden.

Der letzte Kranke ist inzwischen gestorben. Die Autopsie hat die Diagnose bestätigt. Es fand sich Carcinom des Magens, mehrere bis apfelgroße Knoten in der Leber, einzelne kleinere in der Milz; auf dem Peritoneum zahlreiche hirsekorn- bis erbsengroße und noch größere Knötchen; in der Bauchhöhle etwa noch 2 l trübe Flüssigkeit; die Punktionsöffnungen ohne Störung regelrecht verheilt.

Bau und Fortpflanzung der Leydenia gemmipara n. g. n. sp.

Am 19. Juli kam im Auftrage des Herrn Geh. Rat von Leyden auf eine Empfehlung des Herrn Geh. Rat Waldeyer Herr Oberarzt Dr. Michaelis zu mir und teilte mit, daß sich bei zwei Patienten der I. medizinischen Universitätsklinik in der Bauchhöhlenflüssigkeit merkwürdige Zellen mit Eigenbewegung gefunden hätten, die den Verdacht erweckten, daß es fremde Eindringlinge seien. Ich sollte begutachten, ob es vielleicht Protozoen sein könnten.

Die Beobachtung der lebendenden Zellen, wie das Studium des konservierten Materials bewies in kurzer Zeit, daß es sich bei diesen Zellen, die bereits in der vorhergehenden Mitteilung des Herrn Geh. Rat von Leyden kurz geschildert sind, um einen parasitären, amoebenähnlichen Rhizopoden handelt. Ich habe bei beiden Patienten die Amoeben genau studiert, habe aber bisher kein Unterscheidungsmerkmal zwischen ihnen finden können, so daß ich sie für Angehörige derselben Species halten muß. Vielleicht ergeben sich noch bei genauerem Studium ihrer Fortpflanzung Unterschiede; ihre frei umherkriechenden Stadien zeigen solche nicht. — Ich gebe diesem Rhizopoden zu Ehren seines ersten Beobachters den Gattungsnamen Leydenia; den Speciesnamen gemmipara habe ich gewählt, weil der Organismus sich durch Knospung fortpflanzt.

Herrn Geh. Rat von Leyden sage ich für die Übertragung dieser Arbeit meinen ehrerbietigsten Dank, Ebenso bin ich Herrn Oberarzt Dr. Michaelis, der mit großer Geduld nicht nur Zeuge der meisten meiner Beobachtungen war, sondern mir auch in liebenswürdigster Weise bei der Anfertigung der Präparate zur Seite stand, sowie Herrn Stabsarzt Dr. Huber, der ebenfalls Material lieferte, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Untersuchungsmethoden.

Die den Kranken durch Punktion entnommene Ascites-Flüssigkeit wurde steril aufgefangen und im Brutofen bei Körpertemperatur aufbewahrt. Ich habe mich selbst bei einer von Herrn Oberarzt Dr. Michaelis vorgenommenen Punktion des Patienten Nr. II von der Sterilisierung aller Gefäße und Instrumente überzeugt. Auch die Haut des Kranken wurde vor der Operation sorgfältig mit Alkohol gereinigt. In diesem Falle kann ich selbst sicher behaupten, daß die Amoeben nicht nachträglich durch eine etwaige Verunreinigung in die Ascites-Flüssigkeit gelangt sind. Objektträger, Deckgläser, Pipetten, Glasstäbe usw. wurden vor der Benutzung stets sorgfältig mit absolutem Alkohol gereinigt oder ausgeglüht.

Um die zelligen Elemente in der Ascites-Flüssigkeit schnell zu sedimentieren, wurde sie meistens zentrifugiert, doch wurden zur Kontrolle auch Präparate von nichtzentrifugiertem, durchgeschüttelten Ascites angefertigt. Für die Beobachtung der lebenden Amoeben wurde ein Tropfen der Flüssigkeit auf den Objektträger gebracht, mit einem Deckglas bedeckt, das durch Umschmelzen der Ecken in der Gasflamme verhindert wurde, einen Druck auf die darunter befindlichen Objekte auszuüben und schnell mit Wachs umrandet. Die Amoeben blieben in diesen Präparaten meistens 4—5 Stunden, auch ohne Anwendung des heizbaren Objekttisches, lebendig. Allerdings betrug die Zimmertemperatur 24—25° C. — Die Dauerpräparate wurden in der Weise angefertigt, daß Deckgläser mit Ascites-Flüssigkeit bestrichen und schnell in eine heiße Mischung von zwei Teilen konzentrierter wässeriger Sublimatlösung mit einem Teil absoluten Alkohols gelegt wurden. Wegen des Eiweißgehaltes blieben meistens eine ganze Anzahl Amoeben auf dem Deckglase haften, und konnte letzteres nun in der üblichen Weise ausgewaschen (mit 63 Prozent Jodalkohol), gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen werden.

Osmiumgemische, die auch probiert wurden, waren zur Fixierung weniger günstig, weil sie die ziemlich fetthaltigen Amoeben zu sehr schwärzten. Da die Amoeben bei Berührung ihre Pseudopodien einziehen, war es nicht möglich, bei der erwähnten Fixierung dieselben ganz ausgestreckt zu erhalten. Die Fixierung unter dem Deckglase scheiterte daran, daß bei Zusatz der Konservierungs-Flüssigkeit am Rande das Eiweiß zur Gerinnung gebracht wurde und das schnelle Vordringen des Fixierungsmittels verhinderte. Trotzdem konnte ich bei Durchmusterung zahlreicher Präparate einige wenige Amoeben mit leidlich ausgestreckten Pseudopodien auffinden (Fig. 7).

Es wurden zahlreiche Farbstoffe probiert; Boraxkarmin, Brasilin, Biondische Mischung, Fuchsin, Rhumblersche Mischung, Hämatoxylin-Eosin-Orange u. a. Als beste Färbungen bewährten sich für das Studium des Plasmas wie des Kerns lange Tinktion (24 Stunden) mit sehr verdünntem Grenacherschen Hämatoxylin und die Eisenhämatoxylinfärbung nach Benda-Heidenhain. — Die Beoachtung wurde mit den besten Zeißschen und Seibertschen Apochromaten vorgenommen.

Gestalt, Bewegung, Pseudopodienbildung.

In kontrahiertem Zustand, z. B. kurze Zeit nach Anfertigung des Präparates, besitzen die Amoeben kugelige oder unregelmäßige polygonale Gestalt. Ihre Oberfläche ist selten glatt, sondern mit Buckeln und Höckern besetzt. Sie können einen Durchmesser von 36 μ erreichen. So viel maß die größte von mir beobachtete, konservierte Amoebe; in nicht kontrahiertem Zustand zeigen sie noch bedeutendere Dimensionen. Von dieser Maximalgröße lassen sich bis zur Minimalgröße von 3 μ alle Übergänge auffinden, was, wie wir sehen werden, durch die Art der Fortpflanzung bedingt ist. Das Plasma der Leydenia ist dicht mit stark lichtbrechenden, gelblich glänzenden Körnern durchsetzt, und ist ihr Aussehen daher bei durchfallendem Licht ziemlich opak. Ein hyalines Ektoplasma läßt sich von dem körnigen Entoplasma nur selten unterscheiden und ist auch dann die Grenze dieser beiden Zonen nie scharf. Gewöhnlich machen sich im kontrahiertem Zustand auf der Oberfläche des grobkörnigen Plasmaklumpens nur hier und da Inseln hyalinen Plasmas bemerkbar. Dieselben treten auch häufig, wie in Fig. 1, buckelartig über die Oberfläche hervor. Aus diesem hyalinen Plasma wird bei der Bewegung ein Teil der Pseudopodien gebildet; nur ein Teil deshalb, weil auch das körnige Plasma sich an der Pseudopodienbildung beteiligt. Es finden sich nämlich zwei Sorten von Pseudopodien; erstens hyaline, lamellöse, zweitens körnige, fadenförmige; beide Formen treten gewöhlich kombiniert auf, können aber auch bei demselben Individuum einander vertreten.

Die Bewegungen und Gestaltveränderungen der Amoebe sind ziemlich träge, was vielleicht auf eine zähflüssige Konsistenz des Plasmas schließen läßt. Die Figuren 2*a*—2*e* stellen die Veränderungen dar, welche dasselbe Individuum in ungefähr 15 Minuten durchmachte; während dieser Zeit wurde ein Raum von etwa 60 μ in der Richtung des Pfeiles in Fig. 2*a* durchlaufen. Bei Beginn der Beobachtung war die Amoebe nahezu kugelig und in ähnlicher Weise mit Buckeln hyalinen Plasmas besetzt, wie das in Fig. 1 dargestellte Individuum. Allmählich sammelte sich nun alles hyaline Plasma an einer Seite des Tieres an und breitete sich als breiter hyaliner Saum auf der Unterlage aus. Stets kann man beobachten, daß, wenn ein solcher Saum gebildet wird, derselbe in der Bewegungsrichtung nach vorn liegt. Das körnige Entoplasma geht allmählich in die hyaline Pseudopodienplatte über. Das hintere Ende des in Fig. 2 gezeichneten Tieres läuft in einen ganz andersartigen körnigen Fortsatz aus. In dem auf Fig. 2*b* gezeichneten Stadium hat sich die hyaline Lamelle gefaltet. Die Falten erheben

sich von dem Weichkörper nach verschiedenen Richtungen in das umgebende Medium. In die Lamellen hinein sind Stränge körnigen Plasmas getreten, die besonders deutlich an den Kanten, in welchen die lamellösen Pseudopodien zusammenstoßen, sich bemerkbar machen. Diese körnigen Stränge können nun über die Grenze der Lamellen hinaus sich in das umgebende Medium ausdehnen und lange spitze Pseudopodien bilden (vergl. Fig. 4 und 5). Ihre Blasen werden dann durch die lamellösen Plasmaplatten, wie durch Schwimmhäute verbunden. Die Konturen dieser Lamellen sind oft sehr zart und schwer wahrzunehmen. Besser als eine lange Beschreibung stellen die Fig. 2—5 den Charakter dieser Pseudopodien dar. Die Bildung der plattenartigen Pseudopodien erinnert lebhaft an ganz ähnliche Erscheinungen, die F. E. Schulze[1]) bei Placopus beschrieben hat. Ich verweise auf seine klare Darstellung dieser etwas schwer zu beschreibenden Gebilde. Sie gilt fast vollständig für Leydenia. Die Ähnlichkeit der Fig. 2*c* mit Fig. 13 auf Tafel XIX der Abhandlung F. E. Schulzes ist z. B. frappant; wie dort, treten auch hier „mehrere unter verschiedenen Winkeln zueinander gestellte und miteinander verschmelzende Lamellen auf der Oberfläche des Tieres hervor; dieselben schließen trichterartige oder kappenförmige Hohlräume mit weiter nach außen gerichteter Mündung ein“. Während aber bei Placopus die Stränge körnigen Plasmas an den Lamellenkanten nur bis zur Grenze der Lamellen gehen, treten sie bei Leydenia häufig als lange, filöse Pseudopodien darüber hinaus. An letzteren kann man bei genauem Zusehen sehr träge Bewegung der Körnchen wahrnehmen. Lebhafte Körnchenströmung habe ich nur einmal bei einem Individuum beobachtet, doch halte ich dieselbe nicht für normal, weil das Tier kurz nach dem Beginn der Beobachtung abstarb und ziemlich schnell zerfiel. Ebenso muß ich die gelegentliche Anastomosenbildung zwischen Pseudopodien desselben Individuums für pathologisch erachten, weil sie nur bei Tieren auftrat, die sehr lange unter dem Deckglas sich befanden. Hingegen kann man die Verschmelzung der Pseudopodien verschiedener Individuen häufig beobachten (Fig. 4 und 5). Die Fähigkeit der Plastogamie ist in hohem Grade vorhanden; hierdurch kommt es nicht selten zur Bildung großer Aggregat-Plasmodien. Innerhalb derselben sind die Einzeltiere durch verschieden dicke und lange Plasmabrücken verbunden (Fig. 5), ähnlich, wie dies ja von zahlreichen Rhizopoden bekannt ist (Heliozoen, Labyrinthuleen u. a.). Bis zu 40 Individuen konnte ich in manchen Kolonien zählen. Die Möglichkeit, daß diese Zellaggregate durch das Zentrifugieren entstanden sein könnten, auf die Herr Geh. Rat Schulze mich freundlichst aufmerksam machte, konnte ich dadurch ausschließen, daß ich diese Kolonien auch in nicht zentrifugiertem Ascites fand.

Einschlüsse des Plasmas und feinerer Bau desselben.

Die zahlreichen körnigen Einschlüsse des Plasmas lassen sich schwer deuten. Ein Teil derselben ist fettartiger Natur; es sind dies stark lichtbrechende, gelbliche Körnchen oder Tröpfchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und in absolutem Alkohol auflösen. Die übrigen sind sicher auch noch verschiedener Natur; einzelne eckige, kristallähnliche, mit grünlichem Schimmer, kann man vielleicht als Exkretkörner auffassen; jedenfalls haben sie große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Gebilden anderer Protozoen, sie sind z. B. doppelbrechend im polarisierten Licht. Andere kann man als Nahrungsreste ansprechen. Ich komme hiermit zu der wichtigen Frage, wovon die Leydenia sich nährt. Wiederholt habe ich das Umfließen von roten und weißen Blutkörperchen beobachtet; dieselben wurden vollständig dem Plasma einverleibt und in eine sogenannte Nahrungsvacuole eingeschlossen (Fig. 4*s*). Wenn die Blutkörper

[1]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien IV. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. II. 1875. S. 349.

vor der Aufnahme glattrandig waren, so wurden sie innerhalb des Amoebenplasmas ganz unregelmäßig gestaltet, sie schrumpften zusammen. Ihre vollständige Verdauung habe ich freilich nicht beobachten können, das dauert zu lange; die Amoeben sterben gewöhnlich unter dem Deckglas nach 4—5 Stunden, oft schon früher ab. Die körnigen Pseudopodien scheinen wie bei zahlreichen Rhizopoden auch außerhalb des Körpers die Nahrung verdauen zu können. Wiederholt habe ich beobachtet, daß die Pseudopodien zweier Amoeben ein zwischen ihnen gelegenes Blutkörperchen umflossen und daß das letztere nach kurzer Zeit ganz zusammengeschrumpft war (vergl. Fig. 5). Ein Teil der gelblichen Plasmaeinschlüsse kann hiernach vielleicht als unverdautes Hämoglobin aufgefaßt werden.

Außer den körnigen Inhaltsgebilden des Plasmas machen sich zahlreiche größere und kleinere Flüssigkeitsvacuolen in demselben bemerkbar. In kontrahiertem Zustand der Amoebe sieht man dieselben weniger gut, als wenn sie sich flach ausbreitet (Fig. 3). Im zentralen Teil der Zelle finden sich die größten Vacuolen, gegen die Peripherie werden sie allmählich kleiner, was besonders deutlich an den konservierten Amoeben (Fig. 7 und 8) hervortritt, weil hier die störenden Fettropfen gelöst sind.

An flach ausgebreiteten Individuen kann man sich leicht von dem Vorhandensein einer pulsierenden Vacuole überzeugen, ihre Kontraktionen erfolgen ziemlich langsam (etwa viertelstündlich).

Über die feinste Struktur des Plasmas kann man seines Körnerreichtums wegen am lebenden Tiere wenig ermitteln. Das im Leben scheinbar ganz hyaline Plasma der plattenartigen Pseudopodien erweist sich beim konservierten Tier als feinwabig, (im Sinne Bütschlis, vergl. Fig. 7). Während das Zentrum der Zelle grobvacuolär erscheint nimmt die Größe der Alveolen gegen die Peripherie hin allmählich ab, bis zur Größe der Bütschlischen Alveolen $^1/_2$—1 μ). Auf der Oberfläche des Körpers ist meistens eine Alveolarschicht deutlich zu erkennen. Die lamellösen Pseudopodien bestehen an manchen Stellen nur aus einer Alveolenlage.

Bei der Konservierung zerfallen die körnigen, spitzen Pseudopodien an ihren Enden nicht selten in eine Reihe von spindelförmigen Körpern, die nur durch feine Verbindungsfäden zusammenhängen.

Kernverhältnisse und Fortpflanzung.

Leydenia besitzt, wenn sie sich nicht zur Fortpflanzung vorbereitet, stets nur einen Kern. Derselbe ist gewöhnlich schon deutlich am lebenden Tier wahrzunehmen (Fig. 1—5) und stellt eine helle Blase dar; in der sich ein großer starker lichtbrechender Kernkörper befindet. Dieser einfachste, bläschenförmige Typus des Kerns findet sich bekanntlich bei zahlreichen Rhizopoden vor. Bei stärksten Vergrößerungen erkennt man, daß der große Binnenkörper des Kerns aus sehr dicht an einander gelagerten Körnchen besteht. Noch deutlicher als im Leben tritt dies bei der Färbung des Kerns hervor. Die Färbung mit Boraxkarmin, Thionin, Brasilin lehrt, daß der Hauptbestandteil des großen „Pseudonucleolus" aus Chromatin gebildet wird. In das wabige Liningerüst sind die Chromatinbrocken so dicht eingelagert, daß sie im Zentrum einen soliden kugeligen Klumpen bilden. Nur bei starkem Ausziehen des Farbstoffs kann man sich von diesem Verhalten überzeugen. Im peripheren Teil des Kerns findet sich kein Chromatin, hier sind die Lininalveolen in einer radiär enAlveolarschicht angeordnet (vgl. Fig. 7). Während man am lebenden Objekt nicht mit Sicherheit das Vorhandensein einer Kernmembran erkennen kann, macht sich bei der Färbung eine deutliche dunklere Grenzschicht gegen das vacuoläre Plasma bemerkbar. Eine feinere Struktur habe ich an derselben nicht wahrnehmen können, auch war sie nicht deutlich doppelt konturiert (vgl. Fig. 7 und 9). Es schien mir vielmehr,

als ob sich nur etwas homogenes Plasma um den Kern angesammelt hätte, ähnlich wie ich dies bei Paramoeba[1]) früher beschrieben habe.

Die Größe des Kerns ist schwankend, ebenso wie die der Tiere selbst; doch steht sie in einem ziemlich konstanten Verhältnisse zum Durchmesser der Amoeben (in kontrahiertem Zustand), nämlich von 1:5. Bei einem Durchmesser des Körpers von 25 μ kann man auf einen Kerndurchmesser von 5 μ rechnen. Da die Alveolarschicht des Linins die ziemlich konstante Dicke von $^3/_4$—1 μ besitzt, läßt sich hiernach der Durchmesser des Pseudonucleolus in jedem Falle leicht berechnen. Diese konstanten Größenverhältnisse der Kerne sind sehr charakteristisch für unsere Rhizopoden.

Die Fortpflanzung der Leydenia erfolgt durch Teilung und Knospung; eine Grenze zwischen diesen beiden Modis läßt sich nicht ziehen; die beiden Teilstücke, in die sich das Tier durchschnürt, können gleich, aber auch sehr verschieden groß sein. Was für die ganzen Tiere gilt, läßt sich auch bei den Kernen konstatieren, die sich vor der Durchschnürung des Plasmas auf direkte Weise teilen. Auch hier können die beiden Teilstücke gleich oder verschieden groß sein (Fig. 9 und 10), und zwar bleibt das bestimmte Verhältnis der Kerngröße zum Plasmadurchmesser auch bei der Teilung bzw. Knospung bestehen. Wenn die Kernteile gleich sind, zerfallen auch die Tiere in annähernd gleiche Teile. Den Verlauf der Knospung, wie er sich beim Beobachten des lebenden Tieres darstellt, sieht man in den Fig. 6*a*—6*e*. Ein kleiner Vorsprung auf der Oberfläche des Plasmas wölbt sich allmählich hervor, schnürt sich ab und kriecht als Amoebe fort.

Die direkte Kernteilung erfolgt in derselben Weise, wie sie zuerst F. E. Schulze[2]) bei einer Amoebe und in neuester Zeit ich selbst bei den Heliozoen[3]) beschrieben habe. Wie Fig. 9 zeigt, streckt der Pseudonucleolus sich in die Länge, wird hantelförmig und schnürt sich durch, wobei zugleich die Alveolarschicht durchgetrennt wird. In Fig. 10 ist die Abschnürung einer kleinen Kernknospe dargestellt. Zwischen diesen beiden Extremen lassen sich, wie bei den Acanthocystiden, auf den Präparaten leicht alle Übergänge auffinden. Die Knospung der Amoeben war in der Ascites-Flüssigkeit des Falles II während einiger Tage so lebhaft, daß kaum ein Tier ohne Knospe gefunden wurde, ja in den Kolonien fanden sich große Konglomerate, die nur aus abgeschnürten Knospen bestanden. Die Menge der Knospen erklärt sich dadurch, daß dieselben gleich nach der Abschnürung vom Muttertier sich wieder teilen können (Fig. 11*a* und *b*). Durch fortgesetzte Zweiteilung bilden dieselben kleinere und größere Knospenhäufchen. Die Individuen dieser Aggregate zeigen in der Größe alle Übergänge (Fig. 11*c* und *d*). Die kleinsten Derivate dieses Prozesses sind winzige Amoeben von 3—4 μ Durchmesser. Man findet sie oft in großen Kolonien neben den größeren Amoeben und Knospen vor. Der Kern ist in diesen kleinen Individuen noch gerade als winziges gefärbtes Körnchen wahrzunehmen (vgl. Fig. 8 oben).

Eine genauere Darstellung der hier nur in Kürze geschilderten Bauverhältnisse der Leydenia behalte ich mir vor. In eine Diskussion über die Frage, ob unser Rhizopode etwas mit dem gleichzeitig vorhandenen Carcinom zu tun hat, kann ich erst nach einer Untersuchung der krebsartigen Geschwülste treten, mit der ich jetzt beschäftigt bin. Es sei mir nur gestattet, auf die große Ähnlichkeit hinzuweisen, die zwischen den kleinen, hier geschilderten Amoebenknospen und den angeblich parasitären Einschlüssen in den Krebszellen, die Sawtschenko[4])

[1]) F. Schaudinn, Paramoeba eilhardi n. g. n. sp. in: Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1896. II. S. 31.

[2]) F. E. Schulze, Rhizopodienstudien V. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. II. 1875. S. 592—593.

[3]) F. Schaudinn, Über das Zentralkorn der Heliozoen. Verh. der Deutschen Zoolog. Gesellschaft. 1896.

[4]) I. Sawtschenko, Sporozoen in Geschwülsten. Bibl. medica B. II. Heft 4. 1895.

abbildet, besteht. Der Zusammenhang der Amoeben mit dem Carcinom ist wohl möglich. Doch ist meines Erachtens die Frage, ob die Amoeben oder ihre Jugendzustände die Erreger des Carcinoms und anderer maligner Geschwülste sind, nur durch Züchtung zu entscheiden, und vorläufig besitzen wir keine Methoden der Kultivierung für parisitäre Rhizopoden und Sporozoen. Über die systematische Stellung unseres Parasiten läßt sich wenig aussagen, weil die große Gruppe der Amoeben wenig durchgearbeitet ist. Sicher gehört er aber in diese Gruppe, und dürfte er vielleicht in der Nähe des freilebenden Placopus vorläufig seinen besten Platz finden. Seine hier geschilderten Eigentümlichkeiten sind so charakteristisch, daß wohl jeder geübte Mikroskopiker ihn von allen Zellen des menschlichen Körpers, sowohl im lebenden wie konservierten Zustand, leicht unterscheiden wird.

Wir, E. von Leyden und F. Schaudinn, behalten uns weitere Untersuchungen über die Bedeutung des hier geschilderten Parasiten vor und erklären, daß wir über den möglichen Zusammenhang der beobachteten Amoeben mit der gleichzeitigen Krebskrankheit noch nichts Bestimmtes auszusagen im Stande sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Alle Figuren beziehen sich auf Leydenia gemmipara.

Fig. 1. Amoebe im ruhenden Zustand, kontrahiert. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 2*a*—2*e*. Fünf Stadien, welche dieselbe Amoebe während $^1/_4$ Stunde durchlief. Vergr. etwa 1000 : 1.

Fig. 3. Eine flach ausgebreitete Amoebe; *p v* = pulsierende Vacuole. Vergr. etwa 1200 : 1.

Fig. 4. Zwei verschmelzende Amoeben mit drei Knospen (*g*). Vergr. etwa 1200 : 1.

Fig. 5. Kolonie von neun großen Amoeben mit zahlreichen Knospen. Vergr. etwa 1000 : 1.

Fig. 6*a*—6*e*. Fünf Stadien der Knospenbildung; von dem Beginn der Hervorwölbung (6*a*) bis zur Ablösung der Knospe vergingen ungefähr 20 Minuten. Vergr. 1200 : 1.

Fig. 7. Eine konservierte Amoebe (Färbung: verdünntes Hämatoxylin). Vergr. 1500 : 1.

Fig. 8. Eine Kolonie von Amoeben in konserviertem Zustand (Färbung wie bei 7); *g* = Knospen, *mg* = Haufen von Teilungsprodukten der Knospen. Vergr. etwa 1200 : 1.

Fig. 9. Vier Stadien der direkten Kernteilung (Färbung mit Eisenhämatoxylin). Vergr. 1500 : 1.

Fig. 10. Vier Stadien der Kernknospung (Färbung wie in 9). Vergr. 1500 : 1.

Fig. 11*a* und *b*. Zwei Stadien der Knospenteilung. Vergr. 1500 : 1.

Fig. 11*c*. Knospenhäufchen durch fortgesetzte Teilung der Knospen entstanden. 11*d* ein ähnliches aus noch kleineren Knospen bestehend (Färbung: Eisenhämatoxylin).

In allen Figuren bedeutet: *n* = Kern, *v* = Vacuole, *p v* = pulsierende Vacuole, *p s* = Pseudopodium, *G* = Knospe, *s* = rotes Blutkörperchen.

Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat skizziert.

Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf Protozoen.

Bald nach dem Bekanntwerden der Röntgenschen Entdeckung der X-Strahlen wurden von Medizinern zahlreiche Durchleuchtungsversuche mit Körperteilen des Menschen vorgenommen. Hierbei stellte es sich heraus, daß bei manchen Individuen die Haut an der von den Strahlen getroffenen Stelle nach anhaltender Einwirkung affiziert werden kann. Man schrieb diese Affektion, die meistens nur in einer schwachen Rötung, aber bisweilen auch in Ausschlägen und Zerstörung der Epidermis sich äußerte, dem Einfluß der Röntgenstrahlen zu.

Nur wenige Beispiele will ich aus der bereits ziemlich umfangreichen Literatur anführen. Veilchenfeld[1]) berichtete über ein Ekzem nach $1^1/_2$ stündiger Exposition, Leppin[2]) über eine der Verbrennung ähnliche Affektion der exponierten Hand. Marcuse[3]) konstatierte bei einem 17jährigen Manne Dermatitis und Alopecie nach Durchleuchtung. Der Kopf des betreffenden Mannes war während vier Wochen täglich 1—2 mal 5—10 Minuten lang exponiert worden. Nach 14 Tagen hob sich die Epidermis des Gesichts auf der dem Apparat zugewandten Seite ab, und es trat eine Haardegeneration über dem Ohre ein.

Daß die Empfindlichkeit der Haut gegen die Einwirkung der Röntgenstrahlen individuell sehr verschieden ist, wurde durch Sehrwaldt[4]) dargetan, der über 100 Fälle untersucht hat, aber nur bei einem Individuum eine Affektion der Haut beobachtete.

Eine Zusammenstellung aller bis 1897 gemachten Beobachtungen über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die menschliche Haut findet sich in einem Referat im I. Heft der „Fortschritte auf dem Gebiet der Röntgenstrahlen“[5]), auf das ich hiermit verweise.

Aber auch zu therapeutischen Zwecken hat man bereits die Röntgenstrahlen verwendet. So gibt z. B. Gocht[6]) an, in sechs Fällen von Lupus eine Heilung erzielt zu haben, und vermutet, daß hierbei die Tuberkelbazillen unter dem Einfluß der X-Strahlen zugrunde gegangen waren. Auch Lortet und Genoud[7]) haben mit Tuberkelbazillen geimpfte Meerschweinchen durch-

---

[1]) Berliner klin. Wochenschrift 1896. Nr. 3.
[2]) Deutsche mediz. Wochenschrift 1896. Nr. 28.
[3]) Deutsche mediz. Wochenschrift 1896. Nr. 30.
[4]) Deutsche mediz. Wochenschrift 1896. Nr. 41.
[5]) Herausgegeben von Deycke und Albers-Schönberg. Hamburg 1897.
[6]) Therapeutische Verwendung der Röntgenstrahlen in: Fortschritte usw. l. c. 5. S. 14—22.
[7]) Tuberculose expérimentale attenuée par la radiation Roentgen. Communication a l'Académie des Sciences. Paris 1896.

leuchtet und behaupten, eine Hemmung der Infektion erzielt zu haben, was von Fiorentini und Luraschi[1]) bestätigt wurde.

In therapeutischem Interesse war es von besonderem Wert, den Einfluß der Röntgenstrahlen auf Reinkulturen von Bakterien zu prüfen. Mink[2]) hat zuerst Versuche mit Typhuskulturen angestellt, aber ohne Erfolg. Nach achtstündiger Durchleuchtung machte sich keine Wirkung bemerkbar. Günstigere Resultate erzielte H. Rieder[3]), der im hygienischen Institut zu München umfangreiche Versuche mit verschiedenen Bakterien angestellt hat. Dieser Forscher bedeckte die Glasplatte, auf welcher sich die mit Bakterien (es wurden Cholera-, Milzbrand-, Typhus-, Diphtherie-, Eitererreger usw. untersucht) beschickte Agarschicht befand, mit einer Bleiplatte, in deren Mitte ein großes Loch eingeschnitten war, in dessen Bereich die X-Strahlen ihre Wirkung ausüben konnten. Während nun unter der Bleidecke die Kulturen gediehen, gingen die an der Stelle des Ausschnittes schon nach kurzer Bestrahlung (48 Minuten) zugrunde. Bereits entwickelte Cholera- und Tuberkelkolonien zeigten, nachdem sie 48 Minuten den Röntgenstrahlen ausgesetzt waren, einen Stillstand des Wachstums und entwickelten sich auch im Brutofen nach der Bestrahlung nicht weiter.

Von besonderem Interesse sind die Ergebnisse, zu denen Lopriore[4]) bei der Durchleuchtung von Pflanzenzellen gelangte. In den Zellen von Vallisneria spiralis übten die Röntgenstrahlen eine beschleunigende Wirkung auf die Protoplasmaströmung aus. Wurden nach $^1/_2$stündiger Exposition die Zellen der Einwirkung der Strahlen entzogen, so traten wieder die normalen Verhältnisse in der Zelle ein. Bei einstündiger Einwirkung wurde schon ein schädigender Einfluß bemerkbar; das Protoplasma nahm einen gelblichen Farbenton an und wurde körnig und gröber vacuolisiert. Auch bei zweistündiger Wirkungsdauer hörte das Protoplasma noch nicht auf zu strömen, doch begannen die Chlorophyllkörper ihre Farbe zu verlieren. Verfasser untersuchte auch die Keimung des Pollens bei Genista und Darlingtonia coronillaefolia unter der Einwirkung der X-Strahlen. Die Keimung unterblieb. Nach Beendigung des Versuchs begann sie aber sogleich, weil die Pollenkörner während der Exposition reichlich Wasser aufgenommen hatten.

Nach diesen Erfahrungen beim Menschen, bei den Bakterien und den Zellen höherer Pflanzen schien es nicht uninteressant, die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf einzelne tierische Zellen genauer zu untersuchen und boten hier die Einzelligen für die Beobachtung die günstigsten Verhältnisse.

Leider konnte ich nur kurze Zeit und auch nur bei wenigen Protozoen den Einfluß der X-Strahlen studieren, weshalb meine Beobachtungen sehr fragmentarisch sind. Ich teile dieselben trotzdem hier mit, weil sie vielleicht Jemand veranlassen, diese Untersuchungen fortzusetzen, was mir vorläufig nicht möglich ist. Meine Versuche wurden bereits Ostern 1896 angestellt. Sie wurden ermöglicht durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Warburg, der für kurze Zeit das große Ruhmkorff'sche Inductorium des physikalischen Instituts dem zoologischen Institut leihweise überließ. Dieser Apparat lieferte Funken von 20 cm Länge. Doch genügte für die Erzeugung der X-Strahlen 10—12 cm Funkenlänge. Eine ausgezeichnete

[1]) I Raggi di Roentgen applicati alla Tuberculosi sperimentale. Communicazione fatta all' Assoc. Med. Lombarda. 15. Gennaio 1897.

[2]) Münchener mediz. Wochenschrift 1896, Nr. 5 und 9.

[3]) Wirkung der Röntgenstrahlen auf Bakterien. Münchener mediz. Wochenschrift 1898. Nr. 4. S. 101—104.

[4]) Azione dei raggi X sul protoplasma della cellula vegetale vivente. Nuovi Rassegna. Latania 1897.

Vacuumröhre lieferte die Allgemeine Elektrizitätsgesellschaft zu Berlin. Sie besitzt drei Elektroden, von denen zwei seitliche durch Aluminiumhohlspiegel gebildet werden, während die mittlere aus Platinblech besteht. Eine Abbildung dieser Röhre findet sich bei Eberlein und Pfeiffer[1]). Als Stromquelle benutzte ich Akkumulatoren. Um die Intensität der Durchleuchtung zu prüfen, wurde ein Baryum-platincyanür-Schirm verwendet. Da der Unterbrecher des Inductoriums den Tisch etwas erschüttert, waren die Versuchstiere auf einem andern Tisch in einiger Entfernung aufgestellt.

Die einzelnen zur Untersuchung verwendeten Protozoenkulturen befanden sich in offenen Glasschalen (sogen. Kristallisierschalen). Es wurde stets eine größere Anzahl der betreffenden Protozoenart ausgesucht, in den einzelnen Kulturgefäßen isoliert, reichlich mit Nahrung versehen und mindestens eine Woche in dem betreffenden Gefäß gehalten, um sie einzugewöhnen, bevor sie zu den Versuchen verwendet wurden. Und zwar wurden diese Kulturen stets doppelt angelegt. Die eine derselben wurde den Röntgenstrahlen ausgesetzt, die andere diente, mit einer Bleiplatte bedeckt, zur Kontrolle. Die Vacuumröhre war 20 cm über den Glasschalen, welche die Protozoen enthielten, in wagerechter Stellung befestigt und, um eine Lichtwirkung auszuschließen, mit einem schwarzen Tuche umwickelt. Die Kulturen standen auf dem Objekttisch eines Mikroskops, aus dem der Tubus herausgezogen war. Nach Hineinschieben des Tubus konnten sie jederzeit, ohne stark erschüttert zu werden, mikroskopisch untersucht werden. Alle untersuchten Protozoen wurden 14 Stunden (mit ganz kurzen Unterbrechungen zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung) der Einwirkung der Röntgenstrahlen ausgesetzt.

I. Rhizopoda.

Aus dieser Gruppe wurden zwölf verschiedene Formen untersucht. Ich gebe im folgenden einen kurzen Auszug meiner Protokolle und füge demselben kurze Bemerkungen über einzelne Punkte der Organisation hinzu, die mir für die Nachuntersuchung von Wichtigkeit erscheinen oder ein Licht auf die Verschiedenheit der Ergebnisse werfen.

1. Labyrinthula macrocystis Cienk.

Während der 14stündigen Expositionsdauer wurden keine Veränderungen wahrgenommen. Die Tiere saßen in großen Kolonien vereinigt auf Deckgläsern. Das reichverästelte und anastomosierende Pseudopodiennetz blieb bis zum Schluß des Versuchs erhalten. Die einzelnen spindelförmigen Zellen glitten langsam auf den Pseudopodienbahnen umher. Eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Bewegung fand nicht statt. Auch später, am folgenden Tage zeigten die exponierten Kolonien im Vergleich mit den Kontrollkulturen kein verändertes Aussehen.

Bemerkungen: Das Plasma des Labyrinthuleen ist sehr zähflüssig. Es gibt wenige Rhizopoden, die so träge Bewegungen ausführen, wie diese Organismen. Mit dem Verhalten gegen die Röntgenstrahlen stimmt auch ihr sonstiges Verhalten gut überein. Sie zeichnen sich durch große Unempfindlichkeit gegen verschiedene Reize aus, z. B. gegen Erschütterung, selbst bei starkem Stoß oder bei Berührung mit der Nadel werden die Pseudopodien nicht angezogen. Man kann die Deckgläser mit den daraufsitzenden Kolonien im Wasser hin- und herschwenken, ohne daß die Kolonien oder die einzelnen Zellen ihre Gestalt verändern. Auch gegen chemische

[1]) Unters. über die Verwertbarkeit der Röntgenschen Strahlen in der Tierheilkunde. Monatshefte f. prakt. Tierheilkunde 1897. Bd. 8. S. 7 f. 1.

Veränderungen des umgebenden Mediums sind sie sehr widerstandsfähig. Sie vertragen eine starke Steigerung des Salzgehalts des Meerwassers (fast bei völliger Verdunstung habe ich noch Labyrinthuleen beobachtet) ebenso wie eine Verminderung, selbst wenn dieselbe plötzlich erfolgt; so nahm ich keine Veränderung wahr, wenn ich fast ganz ausgetrocknete Aquarien wieder mit Süßwasser füllte. Der geringe Wassergehalt des Plasmas steht vielleicht mit dieser Unempfindlichkeit im Zusammenhang. Jedenfalls möchte ich auf diese Organismen die Physiologen besonders aufmerksam machen, sie dürften der vergleichenden Reizphysiologie der Zelle manches interessante und von der Regel abweichende Faktum liefern.

2. Amoeba princeps Ehrbg.

Anfangs keine Veränderungen, die Versuchstiere krochen lebhaft umher; es schien mir sogar, als ob die Bewegungen etwas, gegenüber den Kontrolltieren, beschleunigt waren. Nach 5—6 Stunden wurden sie aber allmählich langsamer, und nach 10 Stunden hatten sich alle Individuen kugelig abgerundet und zeigten keine Gestaltsveränderungen. Nach Beendigung des Versuches starb ein Teil der Tiere ab (8 von 30) und zerfiel schnell in kugelige Klümpchen, der Rest erholte sich wieder allmählich und fingen die meisten Individuen schon nach zirka 3 Stunden an, Bewegungen auszuführen. Nach einem Tage wurden alle konserviert. Die Färbung ergab, daß die 22 überlebenden Individuen einkernig waren. Bei drei von den abgestorbenen Tieren konnten noch die Kernverhältnisse festgestellt werden, sie waren vielkernig. Es scheint hiernach, daß die vielkernigen Formen weniger widerstandsfähig gegen den Einfluß der Röntgenstrahlen sind, als die einkernigen. Bei Nachuntersuchungen wird auf diese Differenz besonders zu achten sein.

Bemerkungen. Das Plasma dieser Amoebe ist sehr viel wasserreicher als das der Labyrinthuleen und daher dünnflüssiger. Die Pseudopodienbildung und die Bewegungen sind recht lebhaft. Das Entoplasma ist reich an großen Flüssigkeitsvacuolen. Eine große pulsierende Vacuole ist vorhanden; leider habe ich es versäumt, ihr Verhalten bei der Durchleuchtung zu beobachten. Man findet diese große Amoebe in einkernigen und vielkernigen Individuen vor. Übergänge (2 oder 4kernige Formen) findet man nicht und weisen verschiedene Kernstadien darauf hin, daß hier eine ähnliche multiple Kernvermehrung vorliegt, wie ich sie bei andern Rhizopoden (Foraminiferen und Amoeben) beobachtet habe. Angeregt durch das Resultat der Durchleuchtung, habe ich die beiden Stadien auf die Wirkung anderer Reize untersucht. Die vielkernige Form neigt sehr viel mehr zum körnigen Zerfall, als die einkernige; bei andauernder Erschütterung, Deckglasdruck, Verdunsten des Wassers, Sauerstoffmangel zerfallen die vielkernigen Stadien immer zuerst. Man kann daran denken, daß dieselben in Vorbereitung zur Fortpflanzung sich befinden, die vielleicht, wie bei andern Rhizopoden (z. B. Foraminiferen) in einem Zerfall in viele einkernige Teilstücke besteht, und daß schon vorher das Plasma in einzelne Bezirke (entsprechend der Zahl der Kerne mit ihren Wirkungssphären) geteilt ist, deren Zusammenhang leicht gelockert werden kann.

3. Amoeba lucida Gruber.

Diese Amoebe war sehr empfindlich gegen die Röntgenstrahlen. Schon nach 4 Stunden waren alle Individuen kugelig abgerundet, einige zeigten auf der Oberfläche noch kurze, lobose Pseudopodien, nach 6 Stunden waren aber die Konturen ganz glatt. Hierbei hatte sich das hyaline Ectoplasma scharf von dem körnigen und grob vacuolären Entoplasma abgegrenzt und umgab als gleichmäßig dicke helle Zone die Entoplasmakugel. Die Vacuolen des Entoplasmas

flossen zu großen Hohlräumen zusammen. Der Körper nahm allmählich immer mehr Wasser auf und quoll dabei stark auf; die hyaline Ectoplasmaschicht wurde bei der Ausdehnung des Körpers dünner; schließlich platzte die dünne Hülle an einer Stelle und explosionsartig wurde das ganze Entoplasma nach allen Seiten auseinandergesprengt. Nach 10 Stunden waren auf diese Weise alle Amoeben in kleine Körnerhaufen zerfallen. Die Kontrolltiere waren unversehrt.

Bemerkungen: Diese Amoeben sind bisher nur vielkernig gefunden worden. Sie zeichnen sich aus durch die scharfe Sonderung des Ecto- und Entoplasmas. Das erstere ist sehr zähflüssig, das letztere sehr wasserreich, grobvacuolär und daher dünnflüssig; man kann schon durch Deckglasdruck die Amoebe zu einer ähnlichen Explosion bringen, wie es bei der Einwirkung der Röntgenstrahlen zu beobachten war. Die Bewegungen der Amoebe sind sehr träge, bedingt durch das zähflüssige Pseudopodienplasma, in welches niemals Teile des Entoplasmas eintreten. In letzteren machen sich häufig lebhaftere Strömungen bemerkbar, die Körnchen derselben führen meist tanzende und strudelnde Bewegungen aus (Brownsche Molekularbewegung?). Eine pulsierende Vacuole habe ich nicht entdecken können.

4. Pelomyxa palustris Greeff.

Dieser größte unter den Süßwasser-Rhizopoden verhielt sich ganz ähnlich wie Amoeba lucida. Von besonderem Interesse war es, daß hier die größeren Individuen früher abstarben als die kleineren. Die ersteren waren schon nach 3—4 Stunden kugelig und zerfielen bald darauf, letztere kontrahierten sich erst nach 6 und noch nach 10 Stunden waren die kleinsten nicht zerfallen. Der Zerfall erfolgte explosionsartig, wie bei 3.

Bemerkungen: Das Plasma ist sehr grobvacuolär, wasserreich und läßt nur selten eine scharfe Unterscheidung von Ecto- und Entoplasma an einzelnen Stellen der Oberfläche zu. Die Bewegung erfolgt durch Plasmaströmung und ist lebhaft. Der Organismus ist nur im vielkernigen Stadium bekannt. Auch sonst gehen die großen Individuen dieser Form unter ungünstigen Bedingungen schneller zugrunde als die kleinen; ja oft tritt spontaner Zerfall ohne nachweisbare Ursache ein; so hatten sich z. B. in der Kontrollkultur auch drei große Tiere aufgelöst, während die übrigen unversehrt waren. Während beim Absterben der Zerfall des Plasmas explosionsartig erfolgt, kann man häufig auch beim lebenden Tier beobachten, daß Substanzteile aus dem Innern des Plasmas herausgeschleudert werden, zuweilen mit solcher Gewalt, daß sie eine Strecke von 2—3 cm im Wasser fortfliegen. Die Untersuchung der ausgeworfenen Massen zeigte, daß sie aus degenerierten und zerfallenen Plasmakugeln, Glanzkörpern und Kernen bestehen. Zerlegt man nun sehr große Individuen in Schnittserien, so findet man häufig die ganze zentrale Partie des Weichkörpers von einem Hohlraum (einer riesigen Vacuole) erfüllt, in der sich derartige Zerfallsprodukte befinden; nur die peripheren Teile des Körpers zeigen normale Struktur. Die genauere Untersuchung dieser eigentümlichen Verhältnisse, auf die ich andern Orts ausführlicher eingehen werde, ergab das interessante Resultat, daß bei der enormen Größenzunahme dieser Organismen nur die peripheren Teile assimilieren und wachsen, während die zentralen absterben und von Zeit zu Zeit ausgestoßen wurden. Diese großen Hohlkugeln sind nun gegen alle Reize weniger widerstandsfähig als die kleinen, kompakten Individuen.

5. Trichosphaerium sieboldi Schneider.

Dieser marine Rhizopode, der zu den häufigsten Bewohnern der Seewasseraquarien gehört, reagierte gar nicht auf die Einwirkung der Röntgenstrahlen. Die fadenförmigen Pseudo-

podien führten nach 14stündiger Exposition ebensolche drehende und tastende Bewegungen aus, wie beim Beginn des Versuchs. Auch nach der Konservierung zeigten sich keine Veränderungen im Weichkörper.

Bemerkungen. Der Organismus tritt in zwei Formen auf, bei beiden ist der Weichkörper sehr zähflüssig, vielkernig und mit einer dicken gallertigen Hülle umgeben, auf deren Oberfläche bei der einen Form, welche die ungeschlechtliche Generation darstellt, dicht gedrängt kristallähnliche Stäbchen von kohlensaurem Magnesium in radiärer Anordnung befestigt sind, während bei der geschlechtlichen diese Bildungen fehlen. Schon in meiner monographischen Bearbeitung dieses Organismus [1]) habe ich darauf hingewiesen, daß derselbe eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse besitzt. Er gehört zu den unempfindlichsten Rhizopoden, die ich kenne.

6. Arcella vulgaris Ehrbg.

Erst nach 10 Stunden waren alle Pseudopodien eingezogen, nach 14 hatte sich bei einigen Individuen das Plasma innerhalb der Schale zu einer Kugel zusammengeballt. Schon 2 Stunden nach Beendigung des Versuches hatten sich alle Individuen wieder erholt und krochen umher.

Bemerkungen: Die Versuchstiere waren alle zweikernig. Es wäre von Wichtigkeit, das Verhalten von vielkernigen Stadien zu untersuchen, die mir damals gerade nicht zur Verfügung standen. Auch auf die Farbe der Schale wäre Rücksicht zu nehmen; meine Versuchstiere hatten sehr dunkelbraune alte Schalen.

7. Difflugia pyriformis Perty.

Verhalten wie bei 6., nur wurden die Pseudopodien noch etwas später eingezogen. Alle Versuchstiere blieben am Leben und schienen nicht verändert zu sein.

8. Hyalopus dujardini (M. Schultze).

Die Pseudopodien wurden nicht eingezogen, auch im Weichkörper war keine Veränderung wahrzunehmen.

Bemerkungen: Plasma sehr zähflüßig und stark lichtbrechend, Pseudopodien hyalin, verästelt aber nicht anastomosierend; Bewegung sehr träge. Weichkörper vielkernig mit vielen Fremdkörpern (Fäkalballen und Nahrungsstoffen) erfüllt; von einer dicken chitinösen Hülle umgeben. Eines der Versuchstiere bildete während der Exposition Schwärmsporen, deren Schicksal nach dem Ausschwärmen in der großen Glasschale bei schwacher Vergrößerung nicht verfolgt werden konnte.

9. Gromia oviformis Duj.

Schon nach 6 Stunden waren alle Pseudopodien (bei zwölf Versuchstieren) eingezogen. Am Anfang des Versuchs war eine deutliche Beschleunigung der Körnchenströmung wahrzunehmen, die aber nach 2—3 Stunden wieder langsamer wurde. Nach 14 Stunden war bei vier Individuen der Weichkörper innerhalb der Schale in Kugeln zerfallen, die sich später in Körnchen auflösten. Am andern Tage waren aber auch sämtliche übrigen Versuchstiere abgestorben und zerfallen.

Bemerkungen: Diese Form bildet das Gegenstück zur vorigen; hier ist das Plasma leichter flüssig, die Pseudopodien anastomosieren und zeigen sehr lebhafte Strömung. Der Weichkörper enthält keine Nahrungskörper und Fäkalballen, ist aber sehr reich an Flüssigkeit.

[1]) Abhandl. der Kgl. Preuß. Akademie der Wiss. 1899.

Man findet ein- und vielkernige Individuen; leider habe ich bei den während des Versuchs zu Grunde gegangenen Individuen nicht mehr die Kernverhältnisse feststellen können.

10. Polystomella crispa L.

Nach 6 Stunden wurden die Pseudopodien eingezogen (sehr allmählig); eine Beschleunigung der Körnchenströmung beim Beginne des Versuchs war auch hier zu beobachten. Die Tiere blieben am Leben und streckten einige Stunden nach Beendigung des Versuchs wieder die Pseudopodien aus. Die Konservierung lehrte, daß alle Individuen einkernig (megalosphärische Generation) gewesen waren.

Bemerkungen: Plasma leichtflüssig wie bei 9., jedoch von dicker, kalkiger Schale umhüllt.

11. Acanthocystis turfacea Carter.

Dieses an braunen, commensalen Algen reiche Heliozoum zog nach 4—5stündiger Exposition die Pseudopodien ein; die Commensalen waren am Schlusse des Versuchs stark abgeblaßt; Veränderungen der Weichkörper wurden nicht beobachtet; die Thiere streckten bald wieder Pseudopodien aus, nachdem die Durchleuchtung aufgehört hatte.

Bemerkungen: Diese Form ist auch sonst sehr widerstandsfähig; sie lebt häufig noch in ganz fauligen Infusionen und verträgt sehr starke Erschütterungen, ohne zu zerfallen. Plasma kompakt, wenig Flüssigkeit; einkernig; Pseudopodien mit Achsenfäden, die sich in einem Zentralkorn in der Mitte des Weichkörpers vereinigen (Centrosom).

12. Actinosphaerium eichhorni Ehrbg.

Nach 2 Stunden schon waren alle Pseudopodien eingezogen; nach 6 Stunden, machten sich Veränderungen des regelmäßigen, schaumigen Alveolenwerks des Plasmas bemerkbar einzelne Alveolen begannen mit benachbarten zu größeren Vacuolen zusammen zu fließen; nach 10 Stunden: Körper stark gequollen, mit wenigen großen Flüssigkeitslakunen erfüllt. Nach 14 Stunden: Alle Versuchstiere in Körnerhaufen zerfallen.

Bemerkungen: Plasma sehr flüssigkeitsreich, grob vacuolär; vielkernig. Pseudopodien mit Achsenfäden, die aber auf der Grenze des Ecto- und Entoplasmas beilförmig zugespitzt endigen.

II. Sporozoa.

Da die Sporozoen Entoparasiten sind, so konnten sie nicht isoliert der Wirkung der Röntgenstrahlen ausgesetzt werden, sondern man mußte sie in ihrem natürlichen Medium lassen und war daher gezwungen, die ganzen Wirtstiere mit den Parasiten zu exponieren. Natürlich konnte auch erst am Schlusse des Versuchs eine Untersuchung der Parasiten vorgenommen werden.

1. Clepsidrina polymorpha Hammerschm.

Die Larven des Mehlkäfers (Tenebrio molitor) enthalten fast regelmäßig im Darm diese Gregarine. 10 Mehlwürmer wurden 14 Stunden exponiert; bei 8 waren die Gregarinen unversehrt geblieben (die Mehlwürmer selbst zeigten auch keinerlei Veränderung) und bewegten sich lebhaft. Ein Mehlwurm enthielt keine Gregarinen und bei einem waren alle Gregarinen abgestorben, stark gequollen und enthielten große Flüssigkeitsvacuolen. Es muß fraglich bleiben, ob diese Erscheinung auf die Wirkung der X-Strahlen zurückzuführen ist.

2. Coccidium schneideri Bütschli und Adelea ovata Schneider.

Diese beiden Coccidien leben im Darm des Lithobius forficatus (Tausendfuß). 10 Lithobien wurden 14 Stunden exponiert, aber keinerlei Veränderuug an den Coccidien wahrgenommen.

3. Karyolysus lacertarum Labbé.

Nachdem ich mich bei einer Eidechse überzeugt hatte (durch Abbrechen des Schwanzes und Untersuchung des kleinen Bluttröpfchens, das hierbei ausfließt), daß diese Haemosporidien in großer Anzahl im Blute vorhanden waren, wurde die Eidechse 14 Stunden exponiert. Die Untersuchung des Blutes lehrte, daß keine Verminderung der Parasiten erfolgt war, auch zeigten dieselben keine Veränderung ihrer Struktur.

III. Flagellaten.

1. Chilomonas paramaecium Ehrbg.

Dieser gemeinste Infusionsflagellat, den man in jeder Wasseransammlung findet, wurde in großen Mengen exponiert. Nach 6 Stunden wurden die Bewegungen langsamer, die Tiere sanken auf den Boden der Schale, die beiden Geiseln führten dann noch einige Zeit ($^1/_2$—1 Stunde) träge, schlängelnde Bewegungen aus, die aber nicht mehr imstande waren, den Körper des Tieres von der Stelle zu bewegen, nach 10 Stunden lagen sämtliche Versuchstiere auf dem Boden des Gefäßes, hatten sich kugelig abgerundet und waren stark gequollen (im Plasma Flüssigkeitstropfen). Nach Beendigung des Versuchs (14 Stunden) waren alle abgestorben und zum Teil schon körnig zerfallen.

Bemerkungen: Plasma fein alveolär, reich an Flüssigkeit; farblos; einkernig.

2. Cryptomonas ovata Ehrbg.

Ist wiederstandsfähiger als der vorige; erst nach 10 Stunden hörten die Bewegungen auf und starben die meisten in derselben Weise wie Chilomonas ab; einige waren aber noch nach 24 Stunden am Leben und gingen erst nachträglich zu Grunde. Die Chromatophoren blaßten bei der Exposition schon nach 5—6 Stunden allmählich ab und waren am Schlusse des Versuchs gar nicht mehr wahrzunehmen.

Bemerkungen: Organisation ähnlich wie bei Chilomonas, hauptsächlich unterschieden durch den Besitz von zwei braunen Chromatophorenplatten. Plasma etwas stärker lichtbrechend und daher wohl etwas dichter und weniger wasserhaltig.

3. Euglena acus Ehrbg.

Leider stand mir zur Zeit der Versuche nur diese chlorophyllfreie Art zur Verfügung, ich hätte gerne ihr Verhalten mit einer grünen verglichen. Nach 8 Stunden erst begann die Lähmung der Geißelbewegung, nach 10 Stunden lagen die meisten, nach 14 Stunden alle ausgestreckt auf dem Boden des Gefäßes und waren abgestorben; körniger Zerfall trat bei dieser Form nicht ein, auch zeigte der Weichkörper keine bemerkbare Veränderung (keine Kontraktion, keine Vacuolenbildung). Erst nach 2 Tagen waren die abgestorbenen Euglenen aufgelöst; hierbei wurde ihr Plasma immer blasser und hyaliner und schließlich war nichts mehr von demselben wahrzunehmen.

Bemerkungen. Die drei bisher besprochenen Süßwasserflagellaten waren alle zusammen in einer Schale exponiert und war es interessant, zu beobachten, wie unter den durcheinander wimmelnden Tieren nacheinander die Sonderung der drei Spezies sich vollzog, indem zuerst Chilomonas, dann Euglena und zuletzt Cryptomonas zu Boden sanken.

4. Oxyrrhis marina Dnj.

Dieser interessante marine Flagellat, der sich durch mancherlei Besonderheiten von allen übrigen unterscheidet (z. B. Fortpflanzung durch Querteilung, während alle übrigen Flagellaten sich durch Längsteilung vermehren, ferner folgen die Geißeln bei der Bewegung, während sie sonst vorangehen usw.), wich auch in seinem Verhalten gegenüber den Röntgenstrahlen erheblich von den drei zuvor besprochenen Vertretern der Flagellaten ab, indem er sich als sehr empfindlich erwies. Schon nach zwei Stunden wurde die Geißelbewegung verlangsamt, der Körper rundete sich kugelig ab, sank zu Boden und quoll innerhalb der nächsten 2 Stunden sehr stark, um dann plötzlich zu platzen und sich körnig aufzulösen; also ähnlich wie bei Pelomyxa unter den Rhizopoden. Nach 5—6 Stunden war von den zahlreichen Flagellaten nichts mehr in der Glasschale wahrzunehmen.

Bemerkungen: Plasma alveolär, schwach lichtbrechend und sehr flüssigkeitsreich; einkernig, meist dicht mit Nahrungsstoffen erfüllt, die in großen Verdauungsvacuolen liegen.

IV. Infusorien.

Aus dieser Gruppe konnte leider nur ein Vertreter untersucht werden; die eigentümlichen Resultate, welche ich bei demselben erhielt, lassen Versuche bei andern Infusorien sehr aussichtsreich erscheinen.

1. Spirostomum ambiguum Ehrbg.

Dieses große, mit dem bloßen Auge gut sichtbare Infusor verlangsamte schon nach 4—5 stündiger Exposition seine Bewegungen. Alle Versuchstiere sanken nach 6 Stunden auf den Boden des Gefäßes, die Wimperbewegung hörte schließlich ganz auf und die Tiere starben in ausgestrecktem Zustande ab. Die letztere Erscheinung ist besonders interessant, weil diese Infusorien sich bei allen andern Reizen (Berührung, Erschütterung, chemische Einflüsse) sehr stark kontrahieren, so daß es z. B. niemals gelingt, sie ausgestreckt zu konservieren. Ich versuchte nun die bei der Durchleuchtung abgestorbenen Individuen, die schon langgestreckt auf dem Boden lagen, mit Sublimat zu konservieren, doch gelang dies nicht, vielmehr schrumpften alle zu kugeligen Klumpen zusammen. Auf Erschütterung reagierte dies Plasma aber nicht mehr, man konnte die ganz schlaffen, wurmförmigen Körper auf der Nadelspitze aus dem Wasser herausholen, ohne daß sie sich kontrahierten. Das Plasma zeigte bei den abgestorbenen Tieren keine wahrnehmbare Veränderung, nur der langgestreckte, rosenkranzartige Kern war in einzelne Kugeln zerfallen, die einzelnen Glieder der aus Kugeln bestehenden Kette hatten sich voneinander gelöst. Der körnige Zerfall der abgestorbenen Infusorien trat erst lange nach Beendigung des Versuches, nach ungefähr 24 Stunden, ein.

Meine wenigen Versuche, die ich hier nur ganz kurz geschildert habe, sind zu gering an Zahl, um allgemeinere Schlußfolgerungen über den Einfluß der Röntgenstrahlen mit Sicherheit ziehen zu können. Alle Experimente konnten nur einmal gemacht werden, und sind auch nur wenige Formen untersucht worden.

Nur so viel scheint mir mit Gewißheit schon jetzt gefolgert werden zu können, daß bei den Protozoen außerordentliche Verschiedenheiten in dem Verhalten gegen die Röntgenstrahlen vorliegen. So verschieden die Protozoenzellen in ihrem Bau und ihren Lebensäußerungen sind, so wechselnd scheint auch der Einfluß der Röntgenstrahlen sich zu äußern. Manche Formen scheinen gar nicht auf den Reiz zu reagieren, andere wenig, einzelne sehr stark. Es scheint der Bau des Plasmas nach meinen Beobachtungen in einem gewissen Zusammenhang mit dieser Verschiedenheit zu stehen. Wir haben gesehen, daß die Formen, welche schnell reagierten, ein lockereres Plasma besaßen und mehr Flüssigkeit enthielten, als diejenigen, welche langsam oder gar nicht beeinflußt wurden. Dieser Gesichtspunkt wird jedenfalls bei eingehenderen, vergleichenden Untersuchungen im Auge zu behalten sein. Individuelle Verschiedenheiten sind möglicherweise mit differenten Kernverhältnissen in Beziehung zu bringen (cf. Amoeba princeps) und wäre auch hierauf bei Nachuntersuchungen besonders zu achten. Endlich wäre noch das Fehlen oder Vorhandensein von Hüllen und Schalen zu berücksichtigen (cf. Arcella, Difflugia, Polystomella usw.).

Der Generationswechsel der Coccidien und Haemosporidien.

I. Coccidien,

1032 Bütschli, O., Protozoa. Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs. Bd. I. 1882.
1033 Clarke, J. J., A study of Coccidia met with in Mice. Qu. Journ. Micr. Sc. ser. 2. v. 37. 1895. p. 277—283. T. 30.
1034 — Observations of various Sporozoa. Ibid. p. 285—302. T. 31—33.
1035 Hagenmüller, P., Sur une nouvelle Coccidie, parasite du Gongylus ocellatus. C. R. Soc. Biol. Paris 1898. (10) v. 5. p. 73—75.
1036 — Sur une nouvelle Coccidie diplosporée (Diplospora Laverani Hgm.), parasite d'un Ophidien. Ibid. p. 309—310.
1037 Labbé, A., Sur la coëxistence, chez le même hôte, d'une Coccidie monosporée et d'une Coccidie polysporée. C. R. Ac. Sc. Paris 1894. T. 119. p. 537—539.
1038 — Sur la morphologie et la classification des Coccidies. Ibid. p. 1019—1020.
1039 — Bananella Lacazei, genre nouveau de Coccidie oligosporée. Arch. Zool. exp. 1895, sér. 3. v. 3 p. 15—16 (Notes et Revue).
1040 — Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. Ibid. 1897. sér. 3. v. 4. p. 517—654. pl. 12—18.
1041 — A propos de la découverte d'un prétendu stade flagellé chez les Coccidies. C. R. Soc. Biol. Paris 1897 (10). v. 4. p. 569—570.
1042 Laveran, A., Sur une Coccidie du Goujon. C. R. Soc. Biol. Paris 1897 (10). v. 4. p. 725—726.
1043 — Sur les modes de reproduction de Klossia helicina Schneider. Ibid. 1898. v. 5. p. 27—30.
1044 — Sur les modes de reproduction d'Isospora lacazei. Ibid. p. 1139—1142.
1045 Léger, L., Coccidies nouvelles du tube digestif des Myriapodes. C. R. Ac. Sc. Paris 1897. T. 125. p. 51—22; auch: C. R. Soc. Biol. Paris 1897 (10). v. 4. p. 382—385.
1046 — Le cycle évolutif des Coccidies chez les Arthropodes. C. R. Soc. Biol. Paris 1897 (10). v. 4. p. 966—969.
1047 — Étude experimentale sur les Coccidies. C. R. Ac. Sc. Paris. 1897. v. 125. p. 329—330.
1048 — Echinospora labbei, nouvelle Coccidie polysporée du tube digestif des Myriapodes. C. R. Soc. Biol. Paris 1897 (10). v. 4. p. 1082—1084.
1049 — Sur les microgamètes des Coccidies. Ibid. 1898 (10). v. 5. p. 639—641.
1050 — Sur une nouvelle Coccidie à microgamètes ciliés. C. R. Ac. Sc. Paris 1898. v. 127. p. 418—420.
1051 — Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. Ann. Mus. Marsaille (2) 1898. v. I. p. 71—123. 4 Taf.
1052 — Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies. Arch. Zool. exp. (3). v. 6. p. 20—26. (Notes et Revue).
1053 Léger, L. et P. Hagenmüller, Sur une nouvelle Coccidie, parasite du Gongylus ocellatus. C. R. Soc. Biol. Paris (10). v. 5. 1898. p. 169—171.
1054 Mesnil, M. F., Coccidies et Paludisme. I. Partie: Cycle évolutif des Coccidies. Rev. gén. des Sc. 1899. v. 10. Nr. 6. p. 213—224.
1055 Metschnikoff, E., Sur le stade flagellé des Coccidies. C. R. Soc. Biol. (10). Paris 1897. v. 4. p. 593—594.
1056 Mingazzini, P., La parentela dei Coccidi colle Gregarine. Boll. soc. nat. Napoli. 1890. p. 151—159.
1057 — Classificazione dei Coccidi e delle Gregarine. Atti. R. Acc. Lincei. 1890. ser. 5. v. 1. p. 68—75.

1058 Mingazzini, P., Contributo alla conoscenza dei Coccidi. Ibid. p. 175—181.
1059 — Ciclo evolutivo de la Benedenia octopiana. Ibid. p. 218—222.
1060 — Nouve specie di Sporozoi. Ibid. 1892 v. 2. p. 370—462.
1061 Pérez, M. Ch., Sur une Coccidie nouvelle, Adelea Mesnili (n. sp.), parasite coelomique d'un lépidoptère. C. R. Soc. Biol. Paris 1899. v. 6. Juli p. 1—3.
1062 Pfeiffer, L., Vergleichende Untersuchungen über Schwärmsporen und Dauersporen bei den Coccidien und bei Intermittens. Fortschr. d. Medizin. 1890. Nr. 24,
1063 — Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena 1891. 2. Aufl.
1064 Pfeiffer, R., Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Berlin 1892.
1065 Podwyssozki, W. Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme in Zusammenhang mit der Lehre von den Krebsparasiten. C.-Bl. Bakter. u. Parasitk. Bd. 15. 1894.
1066 — Zur Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme als Zellschmarotzer. Bibl. med. Kassel. Abt. D. 2. 1895. S. 1—12. T. 1—4.
1067 Schaudinn, F., und M. Siedlecki, Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. Deutsche Zool. Gesellsch. 7. Vers. 1897. S. 192—203. 20 Fig.
1068 Schaudinn, F., Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1899. Nr. 7. S. 159—178.
1069 Schaudinn, F., Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. 1899. Abt. f. Anat. Entw. Bd. 13. S. 197ff. T. 13—16.
1070 Schneider, Aimé, Le cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur Pfeiffer. Tabl. zool. 1892. v. 2. p. 105—111.
1071 — Coccidies nouvelles ou peu connues. Ibid. p. 5—18. T. 2—6.
1072 — Parenté des Coccidies et des Gregarines. Ibid. v. 1. 1886. p. 104.
1073 Schuberg, A., Über Coccidien des Mäusedarms. Sitzber. Phys. Med. Gesellsch. Würzburg 1892. 18. März. S. 65—72.
1074 — Die Coccidien aus dem Darme der Maus. Verh. Naturh. med. Verh. Heidelberg. N. F. 1895. Bd. 5. Heft 4. S. 369—398. T. 9.
1075 Siedlecki, M., Reproduction sexuée et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. C. R. Soc. Biol. Paris (10). v. 5. 1898. p. 540—543.
1076 — Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la Coccidie des Tritons (Coccidium proprium). Ibid. p. 663—665.
1077 — Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. Ann. Inst. Pasteur. v. 12. 1898. p. 799—836. T. 7—9.
1078 — Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. Ibid. 1899. v. 13. p. 169—192. T. 1—3.
1079 Simond, P. L., Note sur le dimorphisme évolutif de la Coccidie appelée Koryophagus salamandrae Steinhaus. C. R. Soc. Biol. Paris 1896. v. 3. p. 1061—1063.
1080 — Recherches sur les formes de reproduction asporulée chez le genre Coccidium. Ibid. 1897. v. 4. p. 425—428.
1081 — L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium. Ann. Inst. Pasteur. 1897. v. 11. p. 545—581. T. 16. 17.
1082 Sjöbring, N., Beiträge zur Kenntnis einiger Protozoen. Zentralbl. Bakter. u. Parask. Bd. 22. 1897. S. 675 bis 684. 8 Fig.
1083 Thélohan, P., Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'épinoche et de la sardine. Ann. de Micr. 1890. v. 28. p. 152—171. T. 12.
1084 — Sur quelques Coccidies nouvelles parasites des poissons. Journ. Anat. Physiol. 1892. v. 28. p. 150. T. 12.
1085 — Nouvelles Recherches sur les Coccidies. Arch. Zool. expér. (3). v. 2. 1894. p. 541—573. pl. 22.
1086 Wasielewski. v., Sporozoenkunde. Jena 1896.
1087 — Über geißeltragende Coccidienkeime. Zentralb. Bakt. und Parask. I. Abt. Bd. 24. 1898. S. 71—78.

II. Haemosporidien.

1088 Bastianelli, G., Bignami, 'A., Sullo sviluppo dei parassiti della terzana nell' Anopheles claviger. Boll. R. Accad. med. Roma. 1899. v. 25. fasc. 3.
1089 Bastianelli, G., Bignami, A., e Grassi, B., Coltivazione delle semilune malariche dell' Uomo nell' Anopheles claviger Fabr. Atti R. Acc. Lincei (5). 1898. v. 7. p. 313—314.
1090 Bignami, A., Die Tropenfieber und die Sommer- und Herbstfieber der gemäßigten Klimate. Zentralbl. Bakt. Parasitk. 1. Abt. Bd. 24. 1898. S. 650—660.

1091 Daniels, C. W., On transmission of Proteosoma to birds by the mosquitoes. Proc. Rov. Soc. 1899. v. 64. p. 443—454.
1092 Dionisi, A., I parassiti endoglobulari dei Pipistrelli. Atti. Acc. Lincei. Rend. (5). v. 7. Sem. 2. 1898. p. 254 bis 258. 2 Fig.
1093 — Un parassita del globulo rosso in una specie di Pipistrello (Miniopterus schreibersii Kuhl) Ibid. v. 7. p. 214—115.
1094 Grassi, B., La Malaria propagata per mezzo dei peculiari insetti. Ibid. v. 7. p. 234—240.
1095 — Raporti tra la malaria e peculiari insetti (zanzaroni e zanzare palustri). Ibid. p. 163—172.
1096 — Rapporti tra la malaria e gli Artropodi. Ibid. p. 314—315.
1097 Grassi, B., e Dionisi, A., Il ciclo evolutivo degli Emosporidi. Ibid. p. 308—313.
1098 Grassi, B. Bignami, A., e Bastianelli, G., Ulteriore ricerche sul ciclo dei parassiti Malarici umani nel corpo del zanzarone. Ibid. p. 1—8.
1099 — — — Resoconto degli studi fatta sulla malaria durante il mese di gennaio. Ibid. v. 8. ser. 5. fasc. 3. 1899. 3. Febr. p. 100—104.
1100 — — — Ulteriore ricerche sulla malaria. Ibid. fasc. 9. mai 1899. p. 434—438.
1101 Koch, R., Ärztliche Beobachtungen in den Tropen. Verh. D. Kolonial-Gesellsch. 1898. Heft 9. S. 280—317.
1102 — Die Maleria in Dentsch-Ostafrika. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt. 1898. Bd. 14. S. 292—308.
1103 — Ergebnisse der wissensch. Exped. nach Italien zur Erforschung der Malaria. Deutsch. med. Wochenschr. 1899. S. 69—70.
1104 Labbé, A., Parasites endoglobulaires. Arch. zool. expér. sér. 3. v. 2. 1894. p. 187.
1105 Laveran, A., Traité du paludisme. Paris 1898.
1106 — De l'existence d'un Hémotozoaire endoglobulaire chez Padda orycivora. C. R. Soc. Biol. Paris (10). v. 5. 1898. 471—472.
1107 — Contribution à l'étude de Haemogregarina stepanowi Danilewski. Ibid. p. 977—980. 12 Fig.
1108 — Contribution à l'étude de Drepanidium ranarum Lankester. Ibid. p. 999.
1109 Mac Callum, W. G., On the Haematozooninfektion of Birds. Journ. Exper. Med. Baltimore 1898. v. 3. Nr. 1. p. 117—139. T. 12. (Vorl. Mitt. Rep. 67. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. p. 697—698.
1110 — Manson, P., An Exposition of the Mosquito-Malaria Theory and its recent Developments. Journ. of Tropic. Med. 1898. v. 1 und Brit. med. Journal 1898. 24. Sep.
1111 — Surgeon-Major Ronald Ross recent investigations on the mosquito-malaria theory. Brit. med. Journ. 1898. p. 1575—1577.
1112 — The Misquito and the malaria parasite. Ibid. p. 849—853.
1113 Nuttal, G. H. F., Die Mosquito-Malaria-Theorie. Zentralbl. Bakt. Parasitk. 1899. Bd. 25. Nr. 5—10; Nr. 25. Bd. 26. Nr. 4—5.
1114 Roß, R., On some peculiar pigmented cells found in two mosquitoes fed on malarial blood. Brit. med. Journ. 1897. p. 1786—1788.
1115 — Pigmented cells in mosquitos. Ibid. 1898. p. 550—551.
1116 — Report on preliminary investigation into malaria in the Sigur Ghat, Ootacamund. Indian. Med. Gazette. Calcutta. 1898. V. 33. p. 133—136, 170—175.
1117 — Report on the cultivation of Proteosoma Labbé in grey mosquitoes. Calcutta 1898. 21. p. 9 Taf.
1118 Sacharoff, N., Recherches sur les hématozoaires des oiseaux. Ann. Inst. Pasteur 1893. v. 8. p. 801—811.
1119 — Über die selbständige Bewegung der Chromosomen bei Malariaparasiten. Zentralbl. Bakt. Parasitk. 1895. Bd. 18. S. 374—380.
1120 Schaudinn, F., Der Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. Sitzber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1899. S. 159—178.
1121 Ziemann, H., Über Malaria- und andere Blutparasiten. Jena 1898.
1122 — Kurze Bemerkungen über die Theorie der Malaria-Übertragung etc. Arch. f. Schiffs- und Tropenhygiene. 1898. Bd. 2. S. 345—355.

Die vorstehenden Listen bezeugen, wie außerordentlich lebhaft die Forschung der letzten Jahre sich mit den beiden kleinen Gruppen der Sporozoen, den Coccidien und Haemosporidien, beschäftigt hat. Die ersteren sind schon seit langer Zeit (1845) bekannt und haben in gleicher Weise das Interesse der Zoologen und Mediziner erregt, besonders seit ihre pathogenen Eigenschaften genauer bekannt geworden waren. Die am meisten untersuchte Form, das Kaninchen-Coccidium (Coccidium oviforme), das auch gelegentlich beim Menschen gefunden wurde, tritt bekanntlich in geschwulstähnlichen Herden im Gewebe (besonders in der Leber) auf und gab die Veranlassung, daß von zahlreichen Forschern auch für andere Geschwülste Coccidien verantwortlich gemacht wurden. Ja, in den sogenannten perniciösen Geschwülsten (Carcinom, Sarkom usw.) wurden immer wieder als Parasiten gedeutete Einschlüsse beschrieben, und erst in neuester Zeit scheint man sich endgültig überzeugt zu haben, daß alle diese vermeintlichen Sporozoen nur Degenerations- und Zerfallsprodukte untergehender Gewebszellen sind. Die Jagd nach den Geschwulsterregern hat aber trotz ihrer negativen Resultate das Verdienst, das Interesse an den unscheinbaren Coccidien wach gehalten zu haben.

Bei den viel später entdeckten Haemosporidien ist die Verknüpfung mit der praktischen Medizin noch viel augenfälliger die Veranlassung zu intensiver Erforschung gewesen. Denn der zuerst genauer bekannt gewordene Vertreter dieser Gruppe, das Plasmodium malariae, ist der allgemein anerkannte Erreger des Malaria-Fiebers beim Menschen. Solange man noch nicht viel über die Fortpflanzung dieser Organismen wußte und nur wenige Formen kannte, stellte man sie wegen ihrer amoeboiden Beweglichkeit zu den Rhizopoden. Nach Entdeckung neuer abweichender Formen und der Fortpflanzung wurden sie bei den Sporozoen untergebracht, aber erst die neuesten Forschungen über ihren vollständigen Zeugungskreis haben ihre nahe Verwandtschaft mit den Coccidien dargetan. Im folgenden soll eine kurze Übersicht des Entwicklungszyklus der Coccidien und Haemosporidien auf Grund der neuesten Untersuchungen gegeben werden. Ein Vergleich der beiden Zeugungskreise wird uns die große Übereinstimmung erkennen lassen. Da die Coccidien-Forschung ihr Ziel, die Aufstellung eines geschlossenen Zeugungskreises, früher erreicht hat als die Haemosporidien-Forschung, wollen wir sie zuerst behandeln.

I. Der Generationswechsel der Coccidien.

a) Historisches.

Die ältere Coccidienliteratur findet sich kritisch verarbeitet bei Bütschli in seinem Protozoenwerke [1032]. Ein ziemlich vollständiges Literaturverzeichnis bis 1896 hat Labbé [1040] in seiner Monographie gegeben. Die neuere Forschung ist kritisch bei Schaudinn [1068, 1069] behandelt und hier auch der Vergleich mit der Haemosporidienentwicklung durchgeführt. Die obige Liste enthält nur die wichtigeren Untersuchungen, welche seit 1890 erschienen sind, weil seit dieser Zeit eine neue Aera der Coccidien-Forschung (mit den Arbeiten R. Pfeiffers und L. Pfeiffers [1890—92]) beginnt. Bis zu diesem Jahre stellte man sich den Entwicklungszyklus der Coccidien folgendermaßen vor: Das ausgebildete Coccidium, welches eine kugelige oder ovale, einkernige Zelle darstellt, lebt in Epithelzellen (meist des Darmes und seiner Adnexen) und verzehrt die Wirtszelle während seines Wachstums. Am Ende seines vegetativen Lebens encystiert sich der Parasit, fällt in das Darmlumen und wird mit den Fäces entleert. Innerhalb der Cystenhülle teilt sich das Plasma in mehrere Teilstücke (bei Coccidium vier), die sich durch Ausscheidung von festen Hüllen zu Dauersporen entwickeln. Erst die Dauersporen lassen

in ihrem Inneren durch Teilung die Sichelkeime (bei Coccidium zwei) entstehen, welche die Endprodukte der ganzen Fortpflanzung darstellen. Wenn solche reifen Cysten mit der Nahrung vom Wirtstier aufgenommen werden, so platzen unter Einwirkung der verdauenden Säfte die Cysten- und Sporenhüllen, und die mit Eigenbewegung versehenen Sichelkeime oder Sporozoiten wandern aus, dringen in die Epithelzellen ein und wachsen zu den ausgebildeten Coccidien heran.

Dieser Entwicklungszyklus, der zuerst von Leuckart in seinem Parasitenwerk für das Kaninchen-Coccidium in klarer Weise aufgestellt wurde, erklärte nicht die Masseninfektion, welche häufig zu beobachten ist. Denn wenn auch einige Hunderte von Cysten in den Darmkanal des infizierten Tieres gelangt waren, konnten sie nicht genügen, um das Vorhandensein der ungeheuren Individuenzahl im Darmepithel und in der Leber zu erklären.

Die Arbeit von R. Pfeiffer [1064] gab eine plausible Lösung dieses Rätsels, indem sie eine zweite Generation mit endogener Fortpflanzung in den Entwicklungszyklus einführte. Dieser Autor fand nämlich im Darmepithel des Kaninchens außer der encystierten Form eine zweite, die einen ähnlichen direkten Zerfall in Sichelkeime (ohne Sporenbildung) zeigte, wie es früher Eimer bei der Eimeria falciformis des Mäusedarms beschrieben hatte, und erklärte diese Form nur für ein Entwicklungsstadium des bekannten Coccidiums oviforme. Dieses Eimeria-ähnliche Stadium sollte nach seiner Auffassung durch endogene „Schwärmersporen-Cysten“ die Verbreitung der Parasiten im Wirtstier, die sogenannte „Autoinfektion“, bewirken, während das encystierte Coccidium durch exogene „Dauersporen-Cysten“ die Neuinfektion anderer Individuen vermittelte. Diese Theorie R. Pfeiffers wurde von L. Pfeiffer [1063] akzeptiert und auf Grund eigener Untersuchungen auch auf andere Coccidien ausgedehnt, indem er verschiedene als besondere Species beschriebene „Eimeria“-Formen zu den aus denselben Wirtstieren beschriebenen „Coccidium“-Formen stellte.

Seit dieser Zeit haben sich die meisten Coccidien-Forscher der Theorie Pfeiffers angeschlossen. Nur zwei Autoren hielten an dem alten Leuckartschen Schema fest, Aimé Schneider und, bis in die neueste Zeit, Labbé. Schneiders [1070] höhnische Kritik der Auffassung Pfeiffers läßt aber, außer geistreich sein sollender Satire, keine stichhaltigen Gegengründe erkennen, und ebensowenig hat die neuere Forschung die Gründe Labbés [1037—1041] bestätigen können, die nach seiner Auffassung gegen Pfeiffer sprechen. Die von ihm hervorgehobene verschiedene Struktur der Eimeria- und Coccidium-Formen erklärt sich leicht dadurch, daß die letzteren mit Reservestoffen beladen sind, um in der Cyste, welche den Darmkanal des Wirtes verläßt, lange Nahrung zu haben, während die ersteren schneller wachsen und alle Nahrung zum Aufbau des Körpers verwenden können, der ja im reichsten Nahrungsgebiet, im Darm selbst, in die Fortpflanzungskörper zerfällt. Für die nicht zu leugnende Tatsache der Autoinfektion sucht Labbé die Erklärung in einer Fähigkeit der Coccidien, sich durch Zweiteilung zu vermehren. Indessen hat außer ihm bisher noch niemand Stadien der Durchschnürung beoachtet und stimmen die neueren Autoren darin überein, daß die angeblichen Teilungsstadien nur durch multiple Infektion derselben Wirtszelle vorgetäuscht worden sind.

Von den Anhängern der Pfeifferschen Theorie des Dimorphismus sind besonders Mingazzini [1056—1060], Podwyssozky [1065—1066], Clarke [1033—1034] und Schuberg [1073—1074] hervorzuheben. Mingazzinis Arbeiten förderten hauptsächlich unsere Kenntnisse über die Kernverhältnisse einiger Coccidien. Er beobachtete zuerst die multiple Kernteilung bei Benedenia, und seine Angaben hierüber sind in neuester Zeit von Siedlecki bestätigt worden. Podwyssozky studierte Coccidium oviforme und beschrieb eine zweite Sorte von kleineren Sporozoiten, die Microgameten der neueren Autoren, ohne freilich ihre Bedeutung zu kennen.

Als wichtigsten Beitrag müssen wir die Arbeit Schubergs [1074] über die Coccidien des Mäusedarms erwähnen. Dieser Forscher gab eine sehr exakte Beschreibung der Sporenbildung (Coccidium-Stadium) und der Bildung der Sichelkeime (Eimeria-Stadium). Besonders wichtig war aber die Auffindung von Microsporozoiten auch bei dieser Form und die Bedeutung, welche ihnen Schuberg beilegte. Er ist der erste, welcher die spezifische Natur der Microsporozoiten, die vor ihm zwar schon Podwyssozky und Labbé gesehen, aber nicht richtig gedeutet hatten, erkannte und die Idee einer Geschlechtsfunktion aussprach, indem er vermutete, daß diese kleinen Sichelkeime „eine Kopulation vermitteln möchten". — Die Arbeiten Clarkes [1033—1034] brachten nur eine Bestätigung der Angaben Schubergs (ohne ihn zu erwähnen) und bedürfen in manchen Punkten der Kritik. Die Abbildungen sind zu schematisch, die Kernspindeln z. B. werden, was Schematisierung anbetrifft, nur noch von den Figuren Labbés [1040] erreicht, der auch die schönsten Centrosomen und Spindelfasern einzeichnet (bei Klossia), von denen nach Siedlecki [1077] keine Spur vorhanden ist.

Labbé [1040] schloß sich in seiner Monographie der Auffassung Schubergs über die Bedeutung der Microsporozoiten an, indessen nur für Pfeifferia. Bei Klossia verkannte er, ebenso wie Schneider früher, die Natur dieser Stadien, indem er sie für pathologische Degenerationsformen erklärte. Sein Versuch, bezüglich der Erkenntnis der Bedeutung der Microgameten für sich die Priorität in Anspruch zu nehmen, ist von Siedlecki [1077] mit Recht zurückgewiesen worden.

Der sichere Nachweis der geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien wurde durch direkte Beobachtung der Befruchtung zuerst im Jahre 1897 durch Schaudinn und Siedlecki [1067] für zwei Coccidien des Lithobius forficatus, Adelea ovata und Coccidium schneideri erbracht und zugleich bewiesen, daß die Eimeria-Formen mit den Coccidium-Formen durch die Kopulation zu einem kontinuierlichen Zeugungskreise verbunden sind, der sich durch den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel erweist.

In demselben Jahre veröffentlichte Simond [1081] seine ausführliche monographische Bearbeitung von Cocc. oviforme, und seine Ergebnisse stimmen gut mit den Angaben von Schaudinn und Siedlecki überein; die Kernverhältnisse werden in ähnlicher Weise geschildert (multiple Kernteilung) und durch exakte Fütterungsversuche ebenfalls bewiesen, daß die Eimeria- und Coccidiumstadien zu einem Entwicklungszyklus gehören. Nur bezüglich der Hauptfrage, der geschlechtlichen Fortpflanzung, irrte sich Simond vollständig. Die Microsporozoiten befruchten nicht, wie er vermutete, die anderen Sichelkeime, sondern die ausgebildeten Coccidien. Simond kann daher nicht als der Entdecker des Generationswechsels der Coccidien gelten, wie neuere französische Autoren darzustellen belieben, weil er die geschlechtliche Fortpflanzung noch nicht erkannte, sondern die Priorität gebührt Schaudinn und Siedlecki.

Gleichzeitig kam noch von dritter Seite die Bestätigung der Zusammengehörigkeit von Coccidium und Eimeria; durch Léger wurde dies bei den Coccidien des Lithobius durch Fütterung bewiesen; die geschlechtliche Fortpflanzung hatte dieser Autor noch nicht erkannt.

Seit dieser Zeit sind die Angaben von Schaudinn und Siedlecki, Simond und Léger bei verschiedenen Sporozoen bestätigt worden, so besonders von Léger [1049—1052], Laveran [1043—1044], Siedlecki [1075—1078], und können wohl als gesichert gelten. Bezüglich des Details wurden seitdem bedeutende Fortschritte erzielt. Ich erwähne nur die Entdeckung der Geißeln bei den Microgameten durch Léger [1049, 1050, 1052] und v. Wasielewski [1087]. Bezüglich der speziellen Strukturverhältnisse, besonders der recht komplizierten Kernverhältnisse,

sei auf die ausführlichen Arbeiten von Simond [1081] Schaudinn [1069] und Siedlecki [1077—1078] verwiesen. Die Verwertung der neuen Forschungsresultate für die Coccidien-Systematik wurde zuerst von Léger [1051] durchgeführt, dem sich Schaudinn [1069] im wesentlichen anschloß (cf. die systematische Übersicht).

b) Schema des Zeugungskreises von Coccidium.

Schaudinn [1068—1069] hat ein Schema des Generationswechsels von Coccidium, welche Gattung als Typus der ganzen Gruppe dienen kann, auf Grund der Untersuchungen von Schaudinn, Siedlecki und Simond entworfen und für die verschiedenen Entwicklungsstadien eine einheitliche Nomenklatur vorgeschlagen.

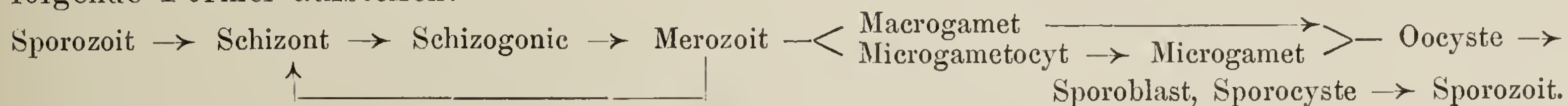
Die Infektion erfolgt durch Aufnahme der reifen Cysten in den Darmkanal; die Cystenhüllen platzen, und die Sichelkeime, Sporozoiten genannt, wandern aus. Sie bewirken die Infektion, indem sie durch gregarinenartige und metabolische Bewegungen mit Hilfe ihres spitzen Vorderendes in die Epithelzellen eindringen, hier zur Ruhe gelangen und auf Kosten der Wirtszelle heranwachsen. Nachdem sie die volle Größe erreicht haben, teilt sich ihr Kern auf direkte Weise (Zweiteilung oder multiple Vermehrung, bei den einzelnen Arten verschieden) in zahlreiche Teilstücke, die an die Oberfläche wandern und sich, mit Plasma umgeben, als Sichelkeime abschnüren; bei manchen Formen zerfällt die ganze Zelle in diese Teilstücke, bei anderen bleibt ein größerer oder kleinerer Restkörper zurück. Schaudinn schlägt für diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die in einer einfachen Spaltung der Zelle in zahlreiche Teilstücke besteht, den Namen „Schizogonie" vor. Die bisher angewandten Bezeichnungen, wie „direkte oder freie Vermehrung", „Cycle asporulé", „endogene Sporulation" sind zweideutig oder nicht sehr zutreffend. Die ausgebildeten Zellen werden „Schizonten" genannt. Die bei der Schizogonie entstehenden Sichelkeime unterscheiden sich, wie Schaudinn [1069] nachweist, durch ihre Plasma- und Kernstruktur wesentlich von den Sporozoiten und werden nach dem Vorgange Simonds „Merozoiten" genannt.

Die Merozoiten können ebenso, wie die Sporozoiten sich zu Schizonten entwickeln und sich durch Schizogonie vermehren. Diese Art der Fortpflanzung dient zur Vermehrung der Individuen im Wirtstiere, zur sogenannten „Autoinfektion". Die Neuinfektion anderer Wirtstiere erfolgt durch die Dauerformen, die ihre Entstehung dem Geschlechtsakt verdanken. Die geschlechtliche Fortpflanzung kann gegenüber der ungeschlechtlichen Schizogonie als „Sporogonie" bezeichnet werden.

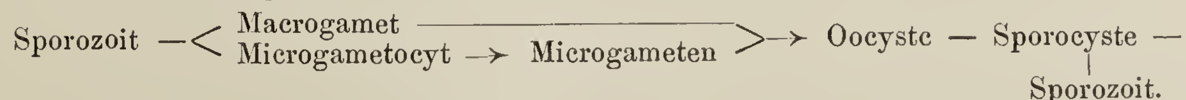
Schaudinn [1069] hat durch das Experiment (Fütterung) bewiesen, daß bei Neuinfektion in der ersten Zeit nur Stadien der Schizogonie, also Merozoiten und Schizonten auftreten; erst wenn der Wirtsorganismus durch die Überschwemmung mit Parasiten anfängt geschwächt zu werden, treten die Geschlechtsindividuen auf, die durch Produktion der Dauerformen für die Erhaltung der Art sorgen. Die Schizonten wachsen, so lange sie reiche Nahrung (im ungeschwächten Organismus) haben, schnell heran; wenn die Ernährungsbedingungen schlechter werden, aber langsamer. Ein Teil dieser langsam wachsenden Merozoiten speichert reichlich dotterartige Reservestoffe auf und entwickelt sich zu den weiblichen Geschlechtszellen, den „Macrogameten", ein anderer Teil speichert keine Reservestoffe auf, doch nimmt das Plasma bei dem langsamen Wachstum eine viel dichtere Struktur an, was auch diese Formen leicht von den vorigen sowohl als von den sehr flüssigkeitsreichen, gewöhnlichen Schizonten unterscheiden läßt. Diese Stadien sind die Mutterzellen der männlichen Geschlechtszellen, die „Microgametocyten". Ihr Kern teilt sich auf multiple Weise. Die Tochterkerne rücken an die Ober-

fläche und schnüren sich, mit wenig Plasma als kleine sichelförmige Körperchen ab, indem sie den größten Teil der Zelle als Restkörper zurücklassen. Die kleinen Gebilde entwickeln bei manchen Formen zwei Geißeln (cf. Léger, v. Wasielewski). Bei andern bewegen sie sich durch Schlängelungen des Körpers (Benedenia cf. Siedlecki) und stellen die ausgebildeten „Microgameten“ dar, welche die Macrogameten aufsuchen und befruchten. Bei ihrer Bildung geht ein Teil der Kernsubstanz zugrunde, und ebenso wird bei den Macrogameten der Kern durch Ausstoßung von chromatischer Substanz reduziert. Nach Schaudinn spielt bei einem neuen Coccidium, das er C. schubergi genannt hat, die in Gestalt des Karyosoms ausgestoßene Kernsubstanz eine wichtige Rolle als Anlockungsmittel für die Microgameten, sie wirkt ähnlich wie die Apfelsäure bei den Farnkrautschwärmern nach Pfeiffer (cf. die ausführliche Arbeit [1069]).

Die Befruchtung erfolgt ähnlich wie bei den Metazoeneiern; bei den nackten Coccidien wird ein Empfängnishügel gebildet, bei den beschalten eine Micropyle, in die der Microgamet eindringt. Stets wird nur ein einziger hineingelassen; bei den nackten Formen wird, sobald er eingedrungen ist, sofort auf der Oberfläche eine Hülle abgeschieden, bei den beschalten verstopft sich die Micropyle. Innerhalb der Copula, die sich durch Abscheidung der Hülle zu einer „Oocyste“ entwickelt hat, verschmelzen die beiden Kerne sehr langsam miteinander. Oft wird schon in diesem Stadium die Oocyste mit dem Kot entleert, in anderen Fällen werden die Sporozoiten noch im Darm des Wirtes ausgebildet. Der Kopulationskern teilt sich nun durch eine Art primitiver Mitose (ohne Spindelfasern und Centrosomen) in zwei Tochterkerne, die anschließend wieder in zwei geteilt werden. Die vier Tochterkerne verteilen sich in regelmäßigen Abständen, und der Cysteninhalt zerfällt (mit oder ohne Zurücklassung eines Restkörpers) in vier Zellen, die „Sporoblasten“, welche sich durch Abscheidung einer festen Hülle zu den „Sporocysten“ entwickeln und widerstandsfähige Dauerstadien darstellen. Der Sporocystenkern teilt sich in ähnlicher Weise wie der Oocystenkern in zwei, worauf das Plasma, unter Zurücklassung eines großen Restkörpers, in zwei Sporozoiten zerfällt. Hiermit ist die Reifung der Cyste vollendet und der Zeugungskreis des Coccidiums geschlossen. Wir können für denselben als Übersicht folgende Formel aufstellen:

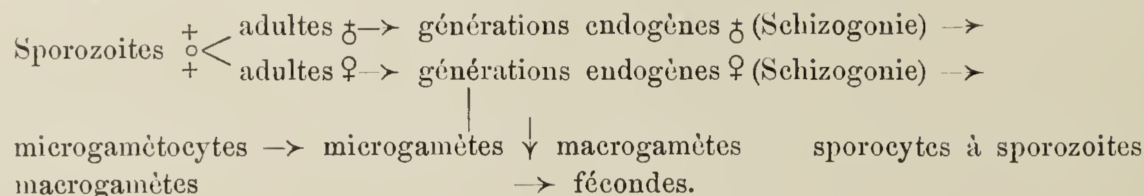


Bei anderen Coccidien sind durch die neuesten Untersuchungen einige Abweichungen von diesem für Coccidium aufgestellten Schema gefunden worden. Bei Benedenia octopiana ist nach Siedlecki [1077] die Schizogonie in Fortfall gekommen; wie Schaudinn [1068] vermutet, sekundär, durch Anpassung an die eigenartigen Lebensbedingungen. Die Autoinfektion erfolgt hier, in anderer Weise als bei den übrigen Coccidien, durch die Sporocysten. Die Befruchtung findet in den Lymphräumen, welche den Darm umgeben, statt, die reifen Cysten fallen nach Durchbruch des Darmepithels in das Lumen des Darms; hier schlüpfen die Sporozoiten aus und dringen wieder in das Darmepithel ein. (Bezüglich der interessanten Einzelheiten vergl. die Originalarbeit Siedleckis [1077]). Der vereinfachte Entwicklungszyklus dieser Form läßt sich in folgender Formel wiedergeben:



Die höchste Differenzierung innerhalb der Gruppe der Coccidien finden wir bei Adelea (cf. Schaudinn und Siedlecki [1077], Siedlecki [1078]). Hier tritt der geschlechtliche Dimorphismus schon früher auf, als bei Coccidium, die Schizonten sind bereits dimorph, indem man männliche

und weibliche Formen unterscheiden kann, die sich (gewissermaßen parthenogenetisch) durch Schizogonie vermehren und die Autoinfektion bewirken, bevor sie zur Kopulation schreiten. Diese Form zeigt ferner die merkwürdige Erscheinung, daß bei der Kopulation sich schon die Mutterzellen der Microgameten, die Microgametocyten mit den Macrogameten vereinigen und erst auf der Oberfläche der letzteren vier Microgameten bilden, von denen einer eindringt, während drei zugrunde gehen. Dasselbe Verhalten zeigt nach Laveran [1043] auch Klossia helicina. Die neuesten Untersuchungen von Pérez [1061] an Adelea mesnili haben diese Beobachtungen ebenfalls bestätigt. Mesnil [1054] hat nach Siedleckis Angaben den Zeugungskreis von Adelea in folgender Formel zusammengefaßt:



Systematisches. Die Entdeckungen über die Entwicklung der Coccidien mußten natürlich eine Änderung des Systems bewirken. Denn manche Gattungen, wie Eimeria, Pfeifferia, Karyophagus, Rhabdospora usw. hatten sich nun als Entwicklungsstadien von schon bekannten Coccidien herausgestellt und mußten fallen. Die ganze Schneidersche Gruppe der Monosporeae (Labbés Polyplastina monogenica), welche aus diesen Gattungen gebildet wurde, fällt hiernach auch fort, und das System vereinfacht sich außerordentlich; es bleiben nur wenige sichere Gattungen übrig, die sich nach Léger [1051], dem sich Schaudinn [1069] und Mesnil [1054] im wesentlichen angeschlossen haben, auf Grund der Zahl der Sporocysten und Sporozoiten folgendermaßen gruppieren lassen:

Oocyste enthält	2 Sporocysten:	I. Disporocysten. .	mit 2 Sporozoiten . .	1. Cyclospora Schn.
			mit 4 Sporozoiten . .	2. Isospora Schn. (Diplospora Labbé.
	4 Sporocysten:	II. Tetrasporocystidea	mit 2 Sporozoiten . .	3. Coccidium Leuck.
				Subgen.: Cristallospora Labbé.
				„ Gonobia Labbé.
	n Sporocysten:	III. Polysporocystidea	mit 1 Sporozoit. . .	4. Baroussia Schn.
				Subgen.: Echinospora, Diaspora.
			mit 2 Sporozoiten . .	5. Adelea Schn. Minchinia Labbé.
			mit 3—10 Sporozoiten	6. Benedenia Schn.
				Klossia Schn., Hyaloklossia Labbé.

Die bekannten Arten dieser Gattungen sind bei Léger [1051] charakterisiert. Dieses System ist zwar kein natürliches, dazu sind unsere Kenntnisse über die Verwandtschaftsverhältnisse der Coccidien noch zu gering, doch ist es für den praktischen Gebrauch der Bestimmung recht bequem.

II. Der Generationswechsel der Haemosporidien.

Die ältere Literatur findet sich vollständig in Labbés Monographie [1104]. Eine genaue Zusammenstellung der neueren Arbeiten hat Nuttal [1113] gegeben. Die hier aufgestellte Liste enthält nur die wichtigsten Untersuchungen, welche seit 1895 über die Entwicklung der Haemosporidien erschienen sind.

a) Historisches.

Während bei den Coccidien zuerst die Dauerstadien bekannt wurden und erst später die endogene Vermehrung aufgedeckt wurde, war es bei den Haemosporidien umgekehrt. Durch die Entdeckungen von Laveran, Marchiafava, Celli, Golgi, Grassi, Mannaberg u. a. war die Entwicklung der Malariaparasiten (denn lange Zeit hat man sich fast ausschließlich nur mit diesen Vertretern der Haemosporidien beschäftigt) im Blute recht gut bekannt geworden. Durch die verdienstvollen Arbeiten Danilewskis wurden dann auch andere Angehörige dieser Gruppe bekannt. Besonders gebührt aber Labbé [1104] das Verdienst, zuerst das vergleichende Studium der Haemosporidien in größerem Umfange begonnen zu haben. Er entdeckte nicht nur zahlreiche neue Formen, sondern studierte auch ihre Organisation und Entwicklung und legte die Grundlagen zu einer Systematik der Gruppe. Einen Abschluß der Untersuchungen über den Teil der Lebensgeschichte der Haemosporidien, der sich im Blute abspielt, machte die Arbeit von Ziemann [1121], dem es besonders bezüglich der Kernverhältnisse gelang, eine Lücke in unseren Kenntnissen auszufüllen. Durch Ausbildung eines ausgezeichneten Färbungsverfahrens konnte er die schwer färbbaren Kerne in allen Entwicklungsstadien studieren und besonders die Art der Kernvermehrung bei der sogenannten Sporulation als direkte nachweisen.

Während hiernach die Morphologie und Fortpflanzung der Haemosporidien im Blute bis zum Jahre 1897 als im wesentlichen aufgeklärt angesehen werden konnte, wußte man über die Art der Infektion fast nichts sicheres und hat erst die in jüngster Zeit erfolgte experimentelle Prüfung dieser Frage die überraschende Aufklärung gebracht, daß diese Organismen durch Insekten (Mücken) übertragen werden. Das genauere Studium dieses Infektionsmodus hat aber ferner einen zweiten wichtigen Teil der Lebensgeschichte der Haemosporidien aufgedeckt, welcher sie mit einem Schlage den Coccidien außerordentlich nahe gebracht hat.

Die sogenannte „Moskito-Malaria-Theorie“ ist als Theorie nichts Neues. Schon die römischen Ärzte Varro, Vitruv und Columella brachten die Malariakrankheit mit den Mücken in Beziehung, und die wilden Stämme Ostafrikas haben nach Koch für das Fieber und die Moskitos sogar nur einen Namen, nämlich „Mbu“. Nuttal [1113] hat nachgewiesen, daß diese Theorie von verschiedenen Autoren wiederholt neuentdeckt ist. Bewiesen wurde sie aber erst in neuester Zeit, das Verdienst gebührt vor allem Roß, Grassi und seinen Mitarbeitern. Als Untersuchungsobjekte dienten bisher außer dem Plasmodium malariae des Menschen nur zwei Vogelblutschmarotzer, Proteosoma und Halteridium.

Die Anregung zur experimentellen Prüfung der Malaria-Infektion durch den Stich von Insekten gab der englische Parasitenforscher Manson [1110—1112], der bei seinen Untersuchungen über die Übertragung der Filaria bancrofti durch Mücken schon einen ähnlichen Forschungsweg beschritten hatte. Auf seine Veranlassung experimentierte der englische Militärarzt Roß [1114—1117] in Indien mit Proteosoma und Plasmodium, und diesem Autor gelang zuerst die Übertragung der Parasiten durch Stiche infizierter Mücken. Roß ließ Mücken an proteosomakranken Vögeln (später auch malariakranken Menschen) saugen und konnte feststellen, daß die Schmarotzer in das Darmepithel der Mücke eindringen, hier als Zellschmarotzer bedeutend wachsen, sich dann ähnlich wie die Cölomgregarinen einkapseln und innerhalb der Cysten Sporen entwickeln, die nach Platzen der Cysten in die Leibeshöhle gelangen und von hier auch in die Speicheldrüsen eindringen, von wo sie beim Stich der Mücke in den warmblütigen ersten Wirt gelangen. Die Tatsache, daß die Haemosporidien ein Stadium als Epithelzellschmarotzer durchmachen, brachte sie den Coccidien schon sehr nahe. Wesentlich erhöht wurde diese Übereinstimmung durch die Entdeckungen Mac Callums [1109], welcher bei Halteridium und Plasmodium

die Kopulation beobachten konnte, die genau wie bei den Coccidien sich abspielt. Diese Entdeckung ergab ebenso wie bei den Coccidien erst das Verständnis des Generationswechsels der Haemosporidien. Schaudinn [1120] hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Coccidien- wie die Haemosporidienforschung dieselben Irrtümer zu beseitigen hatte, bevor sie zu dieser Erkenntnis gelangte. Wie man bei den Coccidien die Microgameten als Degenerationsformen angesehen hatte (Schneider, Labbé), waren auch bei Haemosporidien die Geschlechtsindividuen, sogenannte Sphären, Halbmonde und Geißelkörper (Polymitus) als sterile, absterbende Stadien gedeutet worden (cf. Ziemann).

Bedeutend vertieft und weiter ausgedehnt wurden die von Roß begonnenen Versuche von der italienischen Schule. Eine Anzahl italienischer Malariaforscher, von denen besonders Grassi, Bignami, Bastianelli, Casagrandi, Celli, Dionisi zu erwähnen sind, haben sich zu einer Gesellschaft zur Erforschung der Malaria zusammengetan, um durch Arbeitsteilung schneller vorwärts zu kommen, und sie scheinen ihr Ziel, die Aufdeckung des Entwicklungszyklus der Malariaparasiten, obwohl bisher nur kurze vorläufige Mitteilungen vorliegen [1088—1090, 1092—1100], vollständig erreicht zu haben.

Grassi und seinen Mitarbeitern gelang auch die Infizierung des Menschen durch den Stich von künstlich infizierten Mücken; insbesondere gebührt aber Grassi das Verdienst, festgestellt zu haben, daß nur bestimmte Mückenarten als Wirte der Malariaparasiten in Betracht kommen (bei Plasmodium: die Angehörigen der Gattung Anopheles, bei Proteosoma: Culex pipiens).

Die Entdeckungen von Roß und Grassi sind in neuester Zeit auch von Koch [1101—1103] bestätigt worden. Keiner dieser Autoren hat aber auf die große Übereinstimmung, welche die neu entdeckten Tatsachen der Haemosporidienentwicklung mit den schon länger bekannten bei den Coccidien aufweisen, hingewiesen. Erst Schaudinn [1120] hat durch eine Gegenüberstellung des Zeugungskreises der Coccidien und Haemosporidien (Coccidium und Proteosoma) die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen betont und für den Generationswechsel eine einheitliche Nomenklatur vorgeschlagen. Schaudinn weist ferner auf die Haemosporidien der Amphibien (Drepanidium) hin, bei denen er wichtige Aufklärung über die Verwandtschaft der Coccidien und Haemosporidien erwartet. Bei diesen Formen dürfte kein Wirtswechsel vorkommen, und Ref. ist auf Grund eigener Beobachtungen zu der Überzeugung gelangt, daß hier auch, wie bei den Coccidien, die Infektion durch den Darmkanal erfolgt, worüber er andern Orts ausführlich berichten wird. Er glaubt, daß der Wirtswechsel bei den höheren Haemosporidien der Warmblüter sekundär erworben ist.

b) Schema des Zeugungskreises von Proteosoma.

Nach den Untersuchungen von Roß, Grassi und seinen Mitarbeitern, Mac Callum, Koch, mit einigen Ergänzungen von Schaudinn, unter Anwendung der von dem letzteren vorgeschlagenen Nomenklatur, die sich an die bei den Coccidien aufgestellte anschließt, können wir eine Übersicht über die Entwicklung von Proteosoma in folgender Weise geben (dieselbe gilt auch im wesentlichen für Plasmodium).

Durch den Stich einer Mücke (bei Proteosoma durch Culex, bei Plasmodium durch Anopheles) gelangen die Sporozoiten in das Blut des ersten Wirts, des Vogels oder Menschen. Hier dringen die amoeboide Eigenbewegung besitzenden kleinen Keime in die Blutkörper ein und wachsen auf Kosten derselben zu amoeboiden Schizonten heran, wobei sie aus dem verzehrten Haemoglobin Pigmentkörner bilden und in ihrem Plasma ablagern. Am Ende ihres vegetativen Lebens teilen sie sich durch Schizogonie in zahlreiche amoeboide einkernige Mero-

zoite. Nach Schaudinn [1120] stimmt die Art der Kernteilung auch in den Details mit der bei Coccidium beobachteten überein, sie ist eine direkte, und das Karyosom spielt in beiden Fällen dieselbe Rolle als Teilungsorgan (Nucleolo-Centrosoma). Das Pigment bleibt hierbei mit wenig Plasma als kleiner Restkörper zurück (cf. Coccidium). Die Merozoiten können ebenso wie die Sporozoiten in die Blutkörper eindringen und dienen, indem sie sich weiter durch Schizogonie vermehren, ebenso wie bei den Coccidien, zur Ausbreitung der Parasiten im Wirtskörper (Autoinfektion). Die Neuinfektion mit Hilfe des Zwischenwirts wird durch die geschlechtliche Fortpflanzung vermittelt. Ebenso wie bei den Coccidien treten, nachdem einige Zeit die ungeschlechtliche Fortpflanzung sich abgespielt hat, die Geschlechtsformen auf, die langsamer heranwachsen wie die Schizonten. Die weiblichen Macrogameten scheiden sehr viel feinkörniges Pigment ab und zeigen ein dichtes, fein granuliertes Plasma (Reservestoffe?). Die männlichen Microgametocyten haben ganz hyalines Plasma und sehr grobkörniges Pigment; beide besitzen, solange sie sich im Blutkörper befinden, bohnenförmige Gestalt. Sie verlassen denselben, indem sie sich zu einer Kugel kontrahieren. (Halbmonde und Sphären.) Bei dieser Kontraktion wird ebenso wie bei den Coccidien der Reifungsprozeß vollendet, indem das Karyosom ausgestoßen wird (Chromatinreduktion nach Schaudinn [1120]). Der Kern der Microgametocyten teilt sich auf multiple Weise (cf. Coccidium), und die Microgameten werden genau so wie bei den Coccidien gebildet; bei Proteosoma meist 4—8. Die Microgametenbildung wurde schon früher recht gut von Sacharoff [1118—1119] beobachtet, der auch zuerst den Nachweis erbrachte, daß diese Gebilde, die sogenannten Geißeln der Autoren, hauptsächlich aus Chromatin bestehen, ohne natürlich ihre Bedeutung zu erkennen.

Die fertigen Microgameten sind langgestreckte Fäden, die zum größten Teil aus Kernsubstanz (mit wenig Plasma umhüllt) bestehen. Geißeln entwickeln sie bei Proteosoma nicht, sondern bewegen sich durch schlängelnde Bewegungen des Körpers (wie bei Benedenia unter den Coccidien). Die Befruchtung weist keine wesentlichen Unterschiede gegenüber Coccidium auf; ein Microgamet dringt durch einen Empfängnishügel in den Macrogameten ein, und die Kerne verschmelzen miteinander. Die Copula zeigt nun aber eine abweichende Entwicklung, die Schaudinn [1120] durch Anpassung an den Wirtswechsel erklärt. Die Befruchtung findet nämlich gewöhnlich erst im Darm der Mücke statt, die beim Blutsaugen die Parasiten mit aufgenommen hat. Der Reiz, welcher die Geschlechtsindividuen zur Kopulation veranlaßt, besteht wahrscheinlich in der Abkühlung, die das Blut beim Verlassen des Warmblüters erleidet; denn auch auf dem abgekühlten Objektträger schreiten die Gameten alle bald zur Kopulation, während man im frisch entleerten, schnell fixierten Blut nur selten Zygoten findet. Während nun bei den Coccidien der befruchtete Macrogamet sich gleich encystieren kann, um dann mit dem Darminhalt entleert zu werden, wäre bei den Haemosporidien dieses sehr unvorteilhaft, weil dann die Parasiten nicht in den ersten Wirt gelangen könnten. Um diesen Zweck zu erreichen, hat sich bei den Haemosporidien ein bewegliches, wurmförmiges Zwischenstadium ausgebildet, welches Schaudinn [1180] „Ookinet“ genannt hat. Als beweglicher, gregarinen-ähnlicher Ookinet bohrt sich die Copula in das Darmepithel der Mücke ein, wächst hier wie ein Coccidium unter Bildung von Reservestoffen zu einer großen kugeligen Cyste heran und ist nun wieder mit der Oocyste der Coccidien zu vergleichen. Diese großen kugeligen Körper drängen sich bei ihrem Wachstum wie die Cölomgregarinen in die Submucosa und wölben sich in die Leibeshöhle vor. Ihr Inhalt teilt sich wie bei den Coccidien in Sporoblasten, die aber nicht wie dort durch Abscheidung einer Hülle zu Sporocysten werden, sondern sich sofort wieder in die Sporozoiten teilen, welche dann in großer Zahl die Oocyste erfüllen. Letztere platzt, die Sporozoiten

gelangen in die Leibeshöhle und mit dem Lymphstrom in die Speicheldrüsen der Mücken, von wo sie mit dem Stich in das Blut des warmblütigen Wirts gelangen. Hiermit ist der Zeugungskreis geschlossen. Grassi faßt die Mücke als den eigentlichen Wirt, den Warmblüter als Zwischenwirt auf, ob mit Recht, wird vielleicht die Untersuchung der anderen Haemosporidien, besonders der bei den Amphibien und Reptilien lebenden lehren, die wie bereits erwähnt wurde, am ehesten Aufklärung über die Phylogenie der Haemosporidien erwarten lassen. Daß diese Parasiten jedenfalls von allen Sporozoen am nächsten mit den Coccidien verwandt sind, beweist die große Übereinstimmung der Entwicklung. Schaudinn [1120] hat hervorgehoben, daß die wenigen Differenzen, welche sie gegenüber den Coccidien aufweisen (die amoeboide Beweglichkeit der Schizonten, die Ausbildung eines Ookinetenstadiums, das Fehlen der Sporocystenbildung), als sekundäre Erwerbungen anzusehen sind, die durch Anpassung an das Leben im Blute und den Wirtswechsel erklärt werden können.

Eine Revision des Systems der Haemosporidien wird erst möglich sein, wenn man auch bei anderen Formen, als den wenigen bisher untersuchten, den Entwicklungszyklus kennt. Schließlich sei noch erwähnt, daß viele Fragen durch die neuen Entdeckungen angeregt worden sind, die der Lösung harren. Was geschieht z. B. mit den Sporozoiten, wenn sie nicht in das Blut eines Warmblüters geraten? Sind die Haemosporidien nur in den Imagines der Mücken zu finden? Ist der Mensch der einzige Zwischenwirt von Plasmodium, die Vögel von Proteosoma? (Die Untersuchungen von Dionisi [1092—1093] haben bei Fledermäusen ähnliche Parasiten wie beim Menschen aufgedeckt) usw. usw. —

Bisher standen die Coccidien ziemlich isoliert im System der Sporozoen, nun sind ihnen die Haemosporidien nahe gerückt, aber auch die Gregarinen weisen nach der neuesten Entdeckung von Caullery und Mesnil Beziehungen zu den Coccidien auf. Diese Forscher fanden nämlich bei einer Cölomgregarine eines Anneliden außer der Cystenbildung und Vermehrung durch Dauersporen eine endogene Vermehrung durch Schizogonie und haben dadurch eine Verbindung der Gregarinen mit den Coccidien hergestellt. Diese Resultate haben Schaudinn [38] veranlaßt, die Ordnungen der Gregarinen, Coccidien und Haemosporidien in einer Subklasse der Sporozoen zusammenzufassen, die er „Telosporidia“ genannt hat, weil sie am Ende ihres vegetativen Lebens die Fortpflanzungskörper bilden und dadurch in Gegensatz treten zu den Myxasporidien und Sarcosporidien, die während ihres Wachstums die Sporen bilden, und die er deswegen in der Subklasse der „Neosporidia“ vereinigt hat. Die neueren Untersuchungen haben außerdem, wie besonders Doflein betont hat, bewiesen, daß diese Organismen nähere Beziehungen zu den Rhizopoden, als zu den übrigen Sporozoen haben. Ref. hofft, anderen Orts ausführlicher auf diese Fragen zurückzukommen.

Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber.

Obwohl zahlreiche Forscher Amöben untersucht haben, auch speziell mit der Absicht, die Teilungsvorgänge dieser Organismen kennen zu lernen, so ist doch meines Wissens die bekannte Mitteilung F. E. Schulzes „über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba polypodia M. Schultze"[1]) die einzige sichere Beobachtung über diesen Gegenstand. Teilung des Weichkörpers ist häufig gesehen worden, während die Beteiligung des Kerns an diesem Vorgang in einer so vollständigen Reihe von Stadien, wie sie F. E. Schulze beschreibt, nicht wieder beobachtet zu sein scheint. Dieser Umstand ist um so rätselhafter, als gerade Amöben sich oft in großen Mengen in Aquarien züchten lassen.

Die von F. E. Schulze (a. a. O.) beschriebene und gezeichnete Kernteilung, welche in alle Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie aufgenommen wurde, weil sie den Typus der direkten Kernteilung darstellt, wurde am lebenden Tier beobachtet. Von dem Kern war nur der stark lichtbrechende, von einem hellen Hof umgebene Nucleolus deutlich erkennbar. Während derselbe gewöhnlich kugelig war, streckte er sich beim Beginn der Teilung in die Länge, er wurde oval, dann hantelförmig; hierauf trennten sich die beiden Endkolben der Hantel voneinander, indem das Verbindungsstück fadenförmig dünn wurde und schließlich zerriß. Nachdem die beiden so entstandenen Tochterkerne sich abrundend auseinander gerückt waren, schnürte sich der ganze, schon vorher in die Länge gestreckte Körper der Amöbe in der Teilungsebene der Kerne durch. Diese Art der Kernteilung muß man nach der von Flemming[2]) gegebenen Definition als Amitose auffassen.

Als dann am Ende der siebziger und Anfang der achtziger Jahre die allgemeine Verbreitung der indirekten Kernteilung im Tierreich nachgewiesen wurde, zweifelten viele Forscher überhaupt an der Existenz einer einfachen Kerndurchschnürung; weil man bei Anwendung der neueren Kernfärbungsmittel immer nur Karyokinese vorfand, wurde man leicht zu der Ansicht geführt, daß die Beobachter der direkten Kernteilung, also auch F. E. Schulze, welche ja die Kerne nicht in gefärbtem Zustand untersucht hatten, die im Leben schwer sichtbaren Veränderungen der Mitose übersehen hätten. In den letzten fünf Jahren hat man aber direkte Kernteilung auch an tingierten Objekten bei fast allen Tiergruppen gefunden und somit die Existenz dieses Vorgangs außer Zweifel gestellt. Zur Zeit steht ein Teil der Forscher auf

---

[1]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875. S. 592—593.

[2]) Flemming, Zellsubstanz, Kern- u. Zellteilung. Leipzig 1882.

dem Standpunkt, die Amitose nur für einen degenerativen Vorgang zu halten, während andere dieselbe für die Zellvermehrung mit der Mitose als gleichberechtigt erklären.

Nachdem das einzig sichere Kriterium für die direkte Kernteilung die Tinktion mit Kernfärbemitteln geworden ist, scheint es erwünscht, auch bei einer Amöbe die Teilungsstadien der Kerne, womöglich in der von F. E. Schulze gegebenen Vollständigkeit, in einer Reihe von gefärbten Individuen zu erhalten. Bevor ich jedoch meine eigenen Resultate mitteile, bin ich genötigt, die spärlichen Bemerkungen anderer Autoren über die Kernteilung der Amöben kurz zu erwähnen.

Vor F. E. Schulze will schon Greef[1]) bei seiner Amoeba brevipes eine Durchschnürung des Körpers mit gleichzeitig erfolgender Durchschnürung des in seiner Gestalt gar nicht veränderten Kerns beobachtet haben. Dieser unwahrscheinliche Vorgang ist allgemein bezweifelt worden[2]). In neuerer Zeit hat Gruber[3]) bei Amoeba proteus unter 24 Kernstadien 4 abgebildet und beschrieben, die, wie er vermutet, in Teilung begriffen sind. Der Nucleolus soll sich in zwei gleiche Hälften spalten, zwischen denen dann in der Äquatorialebene des Kerns eine Linie auftritt, an welcher sich die neue Rindenschicht (Membran) für die Tochterkerne ablagert. In dieser Linie soll dann die Trennung der Tochterkerne erfolgen. Brandt[4]) bezweifelt diese Mitteilung Grubers; die von jenem beschriebenen Gebilde sollen nach ihm sekundäre Zellkerne, Fortpflanzungskörper oder Schmarotzer sein, während die eigentlichen Kerne homogene stark lichtbrechende Kügelchen sind, die Gruber gar nicht berücksichtigt hat.

Eine Bestätigung der Beobachtung F. E. Schulzes (a. a. O.) gibt Frenzel[5]) mit folgenden Worten: „Was die Amöben anbetrifft, so habe ich die alte Darstellung F. E. Schulzes mehrfach konstatieren können, auch mit Hilfe von Färbungsmitteln.“ Ebenso sagt Bütschli[6]): „Vor kurzem versicherte mich ein trefflicher Beobachter, Hr. Dr. Boveri, daß nach seinen Untersuchungen bei Amoeba direkte Kernteilung vorkomme, woran zu zweifeln kein Grund vorliegt.“ Außer diesen beiden Behauptungen habe ich bei den Autoren nichts Näheres über Kernteilung der Amöben gefunden. Zum Schluß sei erwähnt, daß der unermüdliche Amöbenforscher Gruber[7]) in seiner neuesten Arbeit die Karyokinese bei Amöben als normale Kernteilung für wahrscheinlich hält, ohne freilich beweisende Tatsachen hierfür aufnehmen zu können.

Meine Aufmerksamkeit wurde durch meinen hochverehrten Lehrer, Hrn. Geheimrat Prof. Dr. F. E. Schulze, auf die Gruppe der Amöben gelenkt, indem er mir empfahl, bei meinen Untersuchungen über die Kernverhältnisse einiger Rhizopoden (Foraminiferen, Hyalopus) auch Amöben zu berücksichtigen. Hierfür, wie überhaupt für das liebenswürdige Interesse, das derselbe meinen Beobachtungen entgegenbringt, möchte ich auch an dieser Stelle Hrn. Geheimrat Schulze meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

In den Seewasseraquarien des hiesigen zoologischen Instituts, die ihre Füllung durch die zoologische Station in Rovigno erhalten hatten, fand sich in großen Mengen eine Amöbe, die eine Anzahl guter Charaktere aufweist, so daß es leicht gelang, sie zu bestimmen. Ich halte

---

[1]) Greef, Über Erdamöben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. S. 321.

[2]) Vgl. Bütschli, „Protozoa“ in Bronns Klassen u. Ordn. usw. 1880—1882. Bd. I. S. 135.

[3]) A. Gruber, Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883. S. 372—391.

[4]) K. Brandt, Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Biol. Centralbl. 3. Bd. 1882. S. 389—395.

[5]) Frenzel, Über Bedeutung d. amitotischen (direkten) Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891. S. 564.

[6]) Bütschli, Über den Bau der Bacterien und verw. Organismen. Vortrag usw. Leipzig 1890. S. 28.

[7]) Gruber, Amöbenstudien. Berichte der Naturf. Gesellsch. in Freiburg. Bd. 8. 1894. S. 25—34.

sie für identisch mit der von Gruber[1]) aus Freiburger Seewasseraquarien beschriebenen Amoeba crystalligera, die Möbius[2]) in der Kieler Bucht wiederfand und genauer untersuchte.

Die durchschnittliche Größe der Amöbe beträgt 0,08 mm; der Weichkörper läßt nicht Ekto- und Entoplasma deutlich unterscheiden, vielmehr erscheint derselbe zart granuliert bis zum Rande hin. Die Granulation ist, wie auch Möbius (a. a. O.) angibt, nur der optische Ausdruck einer ganz feinen gleichmäßigen Vacuolisierung des Plasmas, wie man bei stärkerer Vergrößerung auch beim lebenden Tier, besser freilich am konservierten, beobachtet. Die etwa 1 μ im Durchmesser großen Vacuolen halte ich für Elementarwaben im Sinne Bütschlis[3]). An der Oberfläche, wie um größere Vacuolen und um den Kern sind dieselben regelmäßig radiär in einer sogenannten Alveolarschicht angeordnet (vgl. Fig. I*b* alv). Außer kleinen, in den Ecken zwischen je drei Waben gelegenen Körnchen und anderen, nicht näher untersuchten, körnerartigen Einschlüssen befinden sich stets in reicher Zahl die für unsere Amöbe charakteristischen, viereckigen Kristalle im Weichkörper; dieselben liegen immer in Vacuolen und schwanken in ihrer Größe von kaum wahrnehmbarer Kleinheit bis zum Durchmesser von 7—8 μ. Die kleineren zeigen, wie Möbius auch angibt, lebhafte Molekularbewegung, was ja leicht denkbar ist, weil sie in der die Vacuolen erfüllenden Flüssigkeit suspendiert sind. Die Bewegung der Amöbe erfolgt durch einfaches Dahinfließen, unter Bildung flacher Ausbuchtungen oder kurzer, nicht scharf zugespitzter, aber auch nicht lobos zu nennender Pseudopodien (Fig. I*a*—V*a*). Amoeba crystalligera besitzt gewöhnlich einen 10—20 μ im Durchmesser zeigenden Kern. Während Gruber (a. a. O.) nur das lebende Tier untersuchte, wo der Kern nur als schwach lichtbrechende Blase zu erkennen ist, hat Möbius den Kern gefärbt; die Angaben dieses Forschers über denselben kann ich bestätigen. Wie Fig. I*a* zeigt, liegt in der Mitte des kugligen Kerns (*n*) ein ebenfalls kugliger, stark lichtbrechender, aber schwach nur mit Kernfärbemitteln sich färbender Nucleolus, der von einer schmalen, hellen Zone umgeben ist, an die sich dann eine dicke, intensiv sich färbende Chromatinschicht schließt; eine Membran ist nicht zu erkennen. Der ruhende Kern zeigte bei allen untersuchten Individuen (mehr als 1000) dieselbe Anordnung, so daß der gefärbte Kern als gutes Erkennungszeichen dienen kann. Nach dieser Charakteristik wird es, wie ich glaube, leicht gelingen, Amoeba crystalligera stets wiederzuerkennen.

Für die Untersuchung von Kernverhältnissen ist das Haupterfordernis reiches Material; ich war in der glücklichen Lage, über unbeschränkte Massen verfügen zu können; wenn ich ein Deckglas am Abend in das betreffende Aquarium legte, war es am anderen Tage dicht mit Amöben bedeckt.

Die Deckgläser mit den daran haftenden Amöben wurden in heiße wässerige, konzentrierte Sublimatlösung, oder in Platinchlorid-Osmium-Essigsäure nach Herrmann oder in Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure ungefähr auf 10 Minuten gebracht. Das Auswaschen erfolgte beim Sublimat mit 63prozentigem Jodalkohol, bei Herrmannscher Mischung mit Wasser, bei Pikrinschwefelsäure mit 63prozentigem Alkohol, Härtung mit steigendem Alkohol. Zur Färbung wurde bei allen drei Fixierungen Grenachers und Ehrlichs Hämatoxylin (letzteres besser), alkohol. Alauncarmin, Brasilin, und bei Herrmannscher Flüssigkeit Flemmings Färbung: Safranin-Gentianaviolett-Orange G. verwendet. Während diese Färbungen ziemlich gleichmäßig gute Kerntinktur ergaben (Ehrlichs Hämatoxylin am besten), ergab eine Nachbehandlung der mit

---

[1]) A. Gruber, Stud. über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885. S. 219. Taf. 15, Fig. 48.

[2]) K. Möbius, Bruchst. einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1888. S. 26. Taf. V, Fig. 61—64.

[3]) O. Bütschli, Unters. üb. mikrosk. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

Sublimat fixierten Amöben mit Eisenalaun und Hämatoxylin (nach Benda-Heidenhain) für das genaue Studium feinster Kern- und Plasmastrukturen die schönsten Bilder.

Die Kernteilung am lebenden Tiere habe ich zweimal beobachtet, doch bietet dieselbe nichts bemerkenswertes, weil der Kern nur als strukturlose, blasse Blase erscheint. Diese

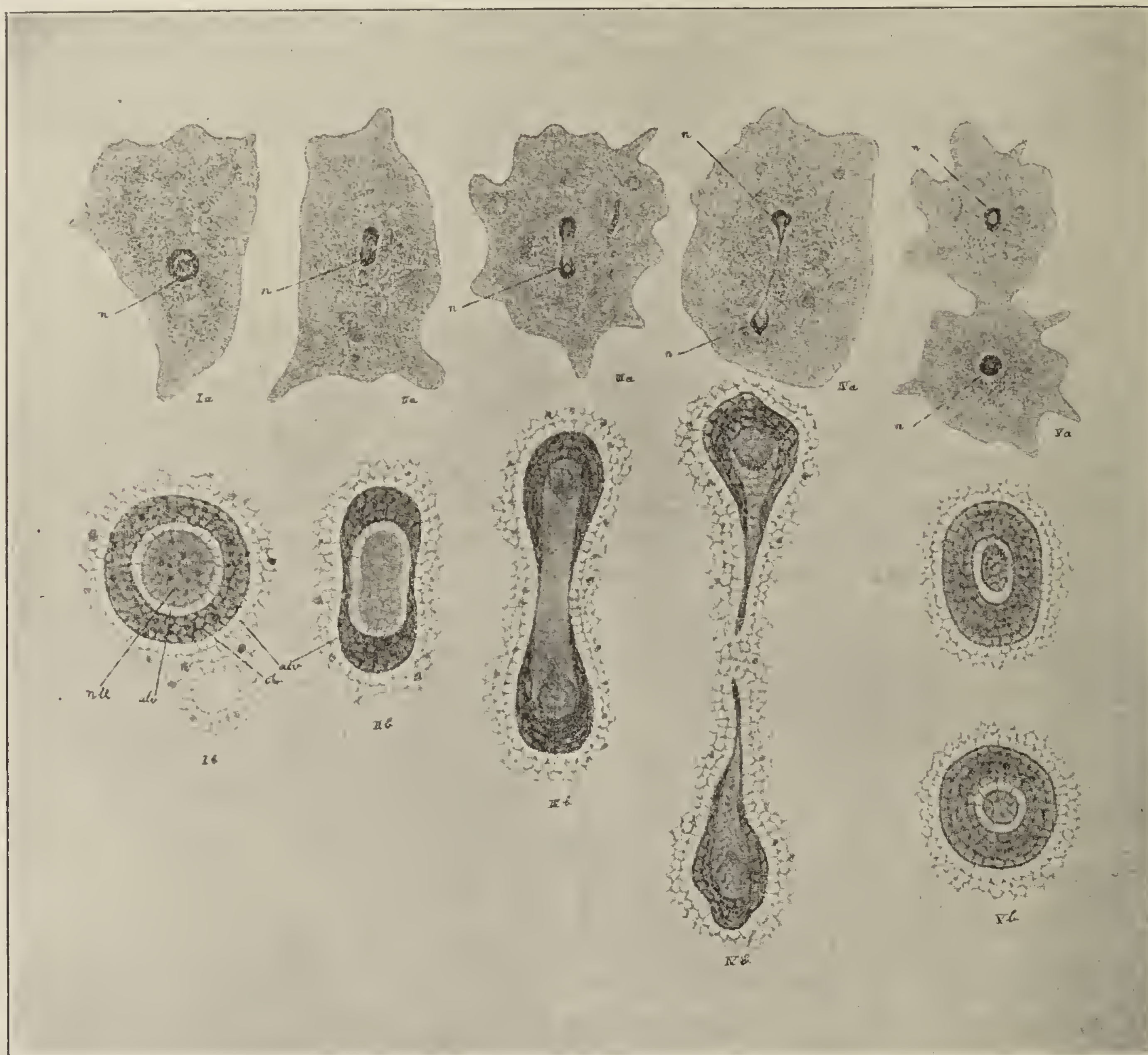


Fig. I*a*—V*a*. Fünf Amoeba crystalligera in fünf aufeinander folgenden Stadien der Kernteilung. Vergr. 400. Zeiß Oc. I Obj. E mit dem Winkelschen Zeichenapparat entworfen.

Fig. I*b*—V*b*. Die fünf zu I*a*—V*a* gehörigen Kernteilungsstadien bei 1800facher Vergr. Zeiß apochr. homog. Imm 2 Ap. 1.30 Comp. Oc. 12. Die Amöben waren mit Sublimat fixiert und nach der Heidenhainschen Methode mit Eisenalaun-Hämotoxylin gefärbt. n = Nucleus, nll = Nucleolus, alv = Alveolarschicht, chr = Chromatinschicht.

Blase wird oval, dann hantelförmig, worauf sie sich in der Mitte durchschnürt. Die Teilstücke runden sich ab und rücken auseinander. Der ganze Vorgang dauerte kaum eine Minute. In dem einen der beiden Fälle streckte die Amöbe sich nach zwei Minuten in die Länge und schnürte sich sehr schnell durch; im anderen Fall wurde die zweikernig gewordene Amöbe während drei Stunden beobachtet, ohne daß eine Durchschnürung erfolgte.

Unter den mit den erwähnten Fixierungs- und Färbemitteln behandelten Amöben befand

sich die Mehrzahl im Stadium des ruhenden Kerns (Fig. I*a* u. *b*). Vom Stadium II (Fig. II*a* u. *b*) besitze ich acht, von III (Fig. III*a* u. *b*) drei, von IV (Fig. IV*a* u. *b*) zwei, von V (Fig. V*a* u. *b*) mehr als dreißig Exemplare.

Stadium I (Fig. I*a* u. *b*). Der ruhende Kern. Er besitzt einen Durchmesser von etwa 15 μ und ist von runder bis mäßig ovaler Gestalt. Im Zentrum liegt ein runder, bez. ovaler Körper, der sich mit allen Färbemitteln nur schwach färbt, aber ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen besitzt, bei 1800facher Vergrößerung läßt derselbe eine deutlich wabige Struktur erkennen, die Waben besitzen denselben Durchmesser, wie die Waben des Körperplasmas (1 μ). In den Knotenpunkten des optisch als Netzwerk erscheinenden Wabenwerks finden sich bisweilen größere, mit Kernfärbemitteln gefärbte Körner (Fig. I*b*). Ich fasse diesen Zentralkörper als Nucleolus auf. Der Durchmesser desselben schwankt zwischen 4 μ und 7 μ. Der Nucleolus ist von einer ungefärbt bleibenden Zone umgeben (Fig. I*b* alv), die im optischen Durchmesser des Kerns einen Ring darstellt; derselbe besitzt die gleichmäßige Dicke von 1 μ. Er zeigt in Abständen von 1 μ radiar gestellte feine Striche. Ich glaube dieses Bild als Alveolarsaum im Sinne Bütschlis auffassen zu müssen. Der Inhalt der Waben dieses Alveolarsaumes ist wasserhell, wie bei den Waben des Körperplasmas, während der Inhalt der Nucleoluswaben stärker lichtbrechend ist, was vielleicht auf eine zähere Konsistenz schließen läßt. Auf diese helle Zone folgt die Chromatinschicht (Fig. I*b* chr). Dieselbe erscheint im optischen Durchschnitte ebenfalls als Ring von 3—6 μ Durchmesser und besteht auch aus Waben von 1 μ Durchmesser; das stark gefärbte Chromatin ist in Form von kleineren und größeren Klumpen in der Substanz der Wabenwände suspendiert. Eine Membran ist nicht nachzuweisen; zwar erscheint um den Kern bei schwächerer Vergrößerung ein heller Hof (Fig. I*a*), doch stellt sich derselbe bei Anwendung starker Systeme als von den umgebenden Plasmawaben gebildeter Alveolarsaum heraus (Fig. I*b* alv). Der geschilderte Bau des Kerns aus Waben und das Vorkommen eines äußeren und inneren Alveolarsaums ist auch von Bütschli[1]) bei den Kernen von Amoeba actinophora Auerbach beobachtet worden.

Stadium II (Fig. II*a* u. *b*). Der Kern hat sich in die Länge gestreckt und zeigt schon eine schwache Einschnürung, die sich auch auf den Nucleolus erstreckt. Aus letzterem sind die dunklen Körner, die im ruhenden Kern in den Knotenpunkten der Maschen vorhanden waren, verschwunden. Der innere und äußere Alveolarsaum ist noch wohlerhalten. Die Chromatinschicht ist an den beiden Polen des Kerns dicker geworden (5—8 μ), während sie an der Einschnürungsstelle nur aus einer Wabenlage (1 μ) besteht; die Waben erscheinen hier etwas in die Länge gestreckt. Die ganze Chromatinschicht färbt sich stärker, was auf eine Vermehrung des Chromatins oder nur auf eine Dichterlagerung desselben schließen läßt.

Stadium III Fig. III*a* u. *b*). Der Kern besitzt Hantelform; der Nucleolus hat sich bereits durchgeschnürt, doch deuten noch spitze Fortsätze der beiden Teilstücke die Art der Durchschnürung, nämlich das Zerreißen eines dünnen Verbindungsfadens an; die beiden Nucleolen sind dicht den Chromatincalotten angelagert; der Raum zwischen den Nucleolen ist mit farblosen in vier Reihen angeordneten Waben erfüllt. Die Chromatinmasse hat sich noch mehr nach den Polen zurückgezogen. Die Waben dieser Schicht sind etwas längsgestreckt und in konzentrischen Reihen angeordnet, wodurch bei schwächerer Vergrößerung das Bild einer konzentrischen Streifung zustande kommt. Durchmesser der Nucleolen 4 μ. Die äußere Alveolarschicht ist wohl erhalten.

[1]) P. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 73. Taf. II, Fig. 9.

Stadium IV*a* u. *b*. Die Durchschnürung des Kerns hat sich vollzogen; beide Kernhälften zeigen fadenförmige Fortsätze, die einander zugekehrt sind; der äußere Alveolarraum ist bei beiden Kernen erhalten; die Lagerung der Waben ist auf der Figur IV*b* deutlicher, als sie sich beschreiben läßt.

Stadium V*a* u. *b*. Beide Kernhälften sind auseinandergerückt und sind bereits wieder auf Stadium I, d. h. in Ruhe; der Weichkörper beginnt sich durchzuschnüren.

Der als Nucleolus bezeichnete Teil des Kerns scheint bei der Durchschnürung des Kerns, wie Fig. II*b* u. III*b* zeigen, die Hauptrolle zu spielen; indessen verschiebe ich alle Spekulationen über die Mechanik der Kernteilung auf später, weil ich erst meine Beobachtungen an anderen Amoeben und Rhizopoden zum Abschluß bringen möchte, um Vergleichspunkte zu haben.

Als das Resultat dieser Arbeit sehe ich den Nachweis der von F. E. Schulze bei Amoeba polypodia beobachteten direkten Kernteilung für eine ähnliche Amoebe an.

Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber.

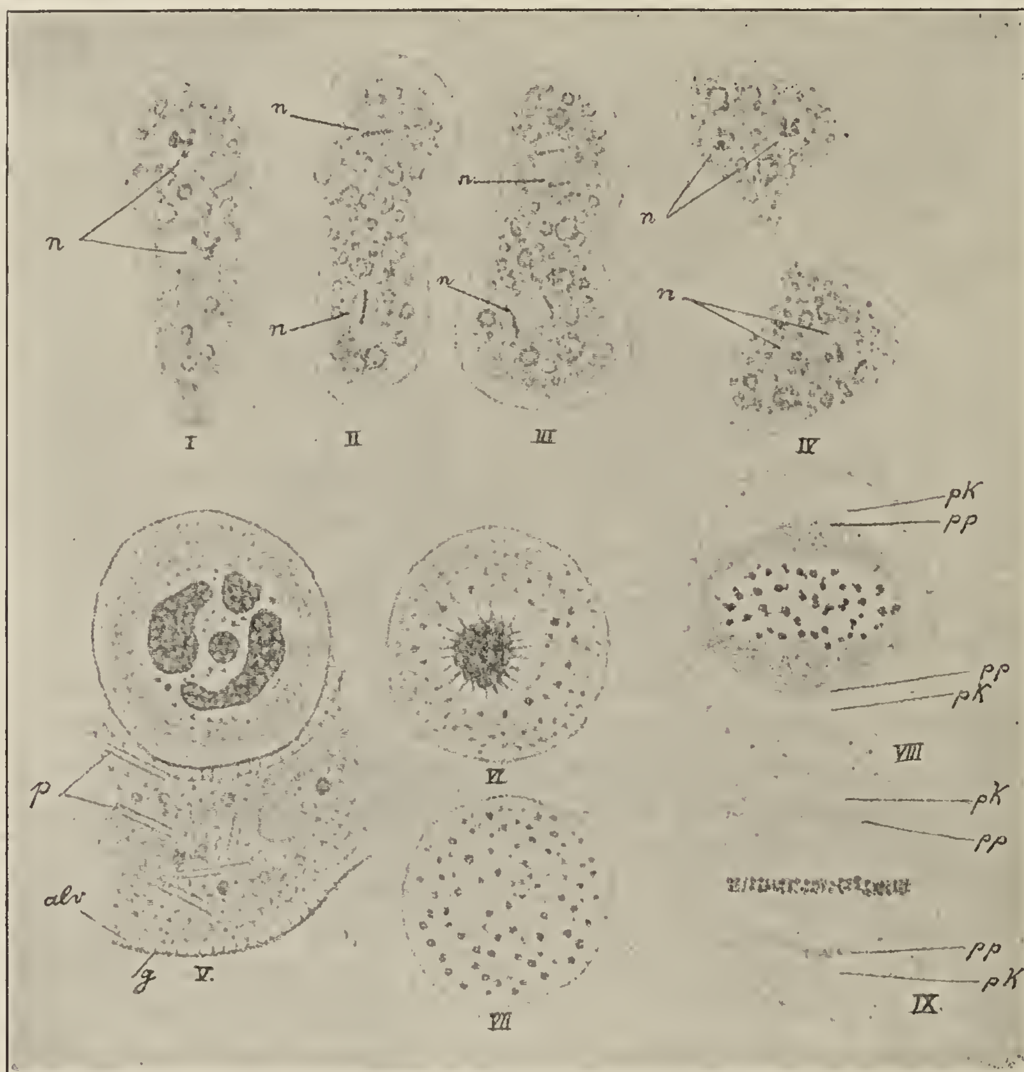
Während des Sommers 1894 lebte in einem Süßwasserbassin des hiesigen zoologischen Institutsgartens eine schöne große Amoebe in beträchtlicher Menge, die, wie die nähere Untersuchung zeigte, in allen Charakteren mit der von Gruber[1]) beschriebenen Amoeba binucleata übereinstimmte. An dieser Form gelang es mir damals einige Beobachtungen über die Kern- und Körperteilung zu machen, die aber leider durch das plötzliche Verschwinden der Amoeben unterbrochen wurden. Da ich nun in diesem Jahre weder an dem alten Fundorte, noch sonst in der Umgebung Berlins die betreffenden Amoeben auffinden kann, so gebe ich die Hoffnung, meine Untersuchungen bald vervollständigen zu können, auf und teile in Kürze meine fragmentarischen Befunde mit. —

Die Diagnose der Amoeba binucleata, wie sie Gruber gibt, ist vorzüglich und umfaßt alle wichtigen Charaktere; auch die Beobachtungen dieses Forschers über den feineren Bau und einige Lebenserscheinungen dieser Amoebe kann ich vollständig bestätigen. Die Größe unserer Amoebe ist ziemlich konstant, sie geht selten unter 0,2 mm herunter und überschreitet niemals 0,3 mm; das Protoplasma ist zähflüssig und stark lichtbrechend, daher sind die Bewegungen des Tieres sehr träge und nicht mit ausgiebigen Gestaltsveränderungen verknüpft. Die Locomotion erfolgt durch langsames Vorwärtsfließen unter gelegentlicher Bildung breiter Fortsätze. Am Hinterende bilden sich bei der Bewegung fast stets kleine haarähnliche Zotten (s. Fig. I). Das Plasma ist ziemlich dicht mit Fremdkörpern erfüllt, besonders zahlreich finden sich grüne, einzellige Algen, die ich ebenso, wie Gruber, für kommensal halte, weil sie stets vorhanden sind, selbst wenn sich in dem Schlamm nichts mehr von grünen Algen zeigt. Außerdem finden sich größere und kleinere starklichtbrechende Kugeln und Körner, die wenigstens zum Teil aus Fett bestehen, weil sie sich bei Osmiumbehandlung sofort stark schwarz färben; gelegentlich nehmen die Amoeben auch Sand in den Weichkörper auf. Irgend welche starklichtbrechende Gebilde, die als Exkretkörner gedeutet werden könnten, habe ich nicht beobachtet. Sehr charakteristisch für unsern Organismus sind verschieden lange, aber gleichmäßig dicke Stäbchen, die sich stets ziemlich dicht gehäuft im Plasma finden; bei stärkster Vergrößerung erscheinen sie gegliedert (Fig. V) und halte ich sie, wie Gruber, für kommensale Pilzfäden. Alle diese Inhaltskörper erfüllen das Plasma ziemlich gleichmäßig; nur eine dünne Oberflächenschicht bleibt als hyalines Ektoplasma davon frei; doch erscheint das letztere nur bei schwächerer Vergrößerung vollkommen homogen; bei Anwendung guter Immersionssysteme kann man schon im Leben eine feinwabige Struktur

---

[1]) A. Gruber, Studien über Amoeben; Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XLI, 1884. S. 208—212.

erkennen, die aber besonders deutlich auf Schnitten durch fixierte und gut gefärbte Amoeben hervortritt. — Die beste Konservierungsflüssigkeit ist eine Mischung von konzentrierter wäßriger Sublimatlösung mit Alcohol absolutus im Verhältnis 2:1. Zur Totalfärbung wurde Alaunkarmin, Boraxkarmin und Grenachers Hämatoxylin verwendet; zur Schnittfärbung ist vorzüglich die Benda-Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung geeignet, welche die feinsten Plasma-



Figurenerklärung:

Fig. I—IV. Vier Teilungsstadien von Amoeba binucleata nach dem Leben, bei Zeiß, Obj. E., Oc. II, gezeichnet und um die Hälfte verkleinert.

Fig. V—IX. Kerne mit umgebendem Protoplasma, nach Schnitten durch Amoeben, die mit Sublimat-Alkohol fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren; Zeiß homog. Apochrom.-Imm. Ap. 1,30, Oc. 12, Vergr. 1800.

Fig. V. Ruhender Kern: *alv* = Alveolarsaum, *p* = Pilzfäden, *g* = Grenzsaum.

Fig. VI—VIII. Übergangsstadien zur Spindelbildung.

Fig. IX. Spindelstadium: *pk* = Protoplasmaklappen, *pp* = Polplatten.

und Kernstrukturen wie lithographiert hervortreten läßt. Die Einbettung der Amoeben in Paraffin erfolgte in dem von mir beschriebenen Microaquarium.[1])

Die wabige Struktur des Plasmas ist besonders bei Anwendung der letzten Färbung deutlich und kann ich die Beobachtungen Bütschlis[2]) an anderen Amoeben auch bei Amoeba

[1]) F. Schaudinn, Ein Microaquarium, welches auch zur Paraffineinbettung für kleine Objekte benutzt werden kann; Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie Bd. XI, 1894. S. 326—329.

[2]) Siehe O. Bütschli, Unters. über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 72—75.

binucleata bestätigen, wie ich selbst bei der früher beschriebenen Amoeba crystalligera[1]) schon Wabenstruktur nicht nur im Protoplasma, sondern auch im Kern beobachtet habe. Bei Amoeba binucleata ist Ekto- wie Entoplasma feinwabig und unterscheidet sich ersteres nur durch das Fehlen der oben erwähnten Inhaltskörper von letzterem. An der Oberfläche bilden die Waben einen regelmäßigen Alveolarsaum (Fig. V *alv*) und sind auch um alle Inhaltsgebilde herum regelmäßig radiär angeordnet. Auf der Oberfläche der Alveolarschicht befindet sich stets ein ziemlich dicker, starklichtbrechender Grenzsaum; derselbe färbt sich bei Eisenhämatoxylinbehandlung intensiv schwarzblau und scheint demnach eine besonders differenzierte Pellicula-ähnliche Oberflächenschicht des Plasmas zu sein (Fig. V).

Die Kerne der Amoeba binucleata sind bereits von Gruber ziemlich genau geschildert worden. Sie finden sich stets in der Zweizahl vor. Gruber gibt an, zweimal ein einkerniges Individuum gefunden zu haben, doch glaube ich, daß dies ein pathologisches Vorkommnis ist, da ich bei 865 konservierten Amoeben nur zwei- resp. vierkernige Individuen fand. Die Beobachtung zeigte nämlich, daß die beiden Kerne der Amoeben sich stets in demselben Entwicklungsstadium befanden und daß sie auch zugleich sich teilen und zwar durch mitotische Zweiteilung, so daß die Amoebe vierkernig wird. Hierauf teilt sich das Tier in zwei zweikernige Stücke. Hieraus folgt, daß unser Organismus eine stets zweikernige Zelle ist, in der die beiden Kerne wie einer funktionieren.

Ich schildere zunächst meine Beobachtungen am lebenden Tier. Die beiden Kerne sind schon bei mittlerer Vergrößerung und bei Anwendung gelinden Druckes auf die Amoebe deutlich zu erkennen. Sie sind kuglig und besitzen bedeutende Größe; ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,02 und 0,04 mm. Ihre Lage im Plasma und zueinander ist nicht konstant; oft liegen sie nahe beieinander, oft an entgegengesetzten Seiten des Tieres. Die Kerne besitzen eine sehr feste Kernmembran; dieselbe ermöglicht es, das Plasma zu zerdrücken und die Kerne zu isolieren, ohne sie zu schädigen. Die Membran umschließt einen hellen, ziemlich stark lichtbrechenden Kernsaft, der im Zentrum mehrere unregelmäßige, stärker lichtbrechende Brocken enthält, die sich bei der Färbung als Chromatin erweisen; mehr bemerkt man an den Kernen der unversehrten Tiere nicht und ist die Fig. I in bezug auf die Deutlichkeit dieser Verhältnisse möglichst naturgetreu. Die Gestalt, Größe und Zahl der Chromatinbrocken ist sehr variabel, nur kann man beobachten, daß sie in den beiden Kernen eines Individuums ziemlich übereinstimmen, woraus schon Gruber[2]) „auf eine Kongruenz in den Lebensäußerungen der beiden Nuclei" schloß. Das erste Anzeichen der Kernteilung ist eine feine Verteilung des Chromatins durch den ganzen Kernraum; während vorher einige große Stücke im Zentrum lagen und die peripheren Teile des Kerns vollkommen chromatinfrei waren, ist jetzt der ganze Inhalt mit zahlreichen, ziemlich gleichgroßen kugligen Chromatinkörnern erfüllt, die ziemlich gleichen Abstand voneinander haben. Hierauf flacht sich die Kugel des Kerns etwas ab, und es bilden sich zwei stumpfe Pole aus, an denen sich hyalines, soweit ich beobachtete, vollkommen strukturloses Protoplasma ansammelte, in Form ganz flacher Kappen, die ich für ähnliche Bildungen halte, wie die sogenannten Protoplasmakegel, die Hertwig[3]) bei der Kernteilung von Actinosphaerium beschreibt. Zugleich scheint an den flachen Polen die Membran sich etwas zu verdicken, so daß es hier, wie bei

---

[1]) Siehe F. Schaudinn, Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber. Sitzungsber. d. Königl. Akad. d. Wissensch., 1894, Nr. 38.

[2]) l. c., S. 209.

[3]) B. Hertwig, Die Kernteilung von Actinosphaerium eichhorni. Jena 1884. S. 16.

Actinosphaerium, schon auf so frühem Stadium zur Ausbildung der sogenannten Polplatten kommt, die, wie Hertwig[1]) und Brauer[2]) übereinstimmend annehmen, die Funktion der hier fehlenden Centrosomen mit ihren Strahlensystemen erfüllen. Während dieser Vorbereitungen versammeln sich die Chromatinkörner in der Äquatorialebene zu einer Platte. Hiermit ist das Spindelstadium erreicht und vermag ich am lebenden Objekt nicht mehr zu erkennen, als Fig. II zeigt; die Bildung der Äquatorialplatte genauer zu verfolgen, ist nicht möglich, weil man wegen der Dicke des Tieres keine Ölimmersion anwenden kann, ohne die Amoebe zu zerquetschen. Spindelfäden, die von der Äquatorialplatte zu den Polplatten verlaufen, sind nicht zu erkennen. Im übrigen zeigt die tonnenförmige Spindel die größte Übereinstimmung mit der Spindel von Actinosphaerium. Die Ausbildung der Spindel dauerte von dem Zerfall der großen Chromatinstücke bis zum deutlichen Sichtbarwerden der Äquatorialplatte 25 Minuten. Während der nun folgenden Teilung der Äquatorialplatte bleiben die Protoplasmakegel und Polplatten unverändert; die Äquatorialplatte wird dicker und daher deutlicher, bisweilen, bei günstiger Beleuchtung, vermag man jetzt an ihr eine Zusammensetzung aus einzelnen Stäbchen zu erkennen, die hantelförmige Gestalt haben. Die beiden Hälften der Äquatorialplatte trennen sich sehr langsam voneinander und rücken auch ganz langsam auseinander; die Zeit, in der das in Fig. III gezeichnete Stadium erreicht wurde, betrug gut eine Stunde. Achromatische Fäden waren auf diesem Stadium ebensowenig zu erkennen, wie vorher. Nun erfolgte die Durchschnürung der beiden Kernhälften, worauf die Tochterkerne feinkörnig wurden. Genaueres über die Rückbildung der Protoplasmakegel und Polplatten war nicht zu erkennen. Hierauf wurde die nunmehr vierkernige Amoebe, denn beide Kerne hatten die geschilderten Vorgänge zugleich durchgemacht, von dem Deckglase befreit, isoliert in das von mir beschriebene Microaquarium[3]) gebracht und in die feuchte Kammer gestellt. Als ich nach ca. sechs Stunden nachsah, befand sich die Amoebe auf dem in Fig. IV gezeichneten Stadium, d. h. sie war eben im Begriff, sich in zwei Teile durchzuschnüren; die Kerne zeigten den typischen Bau der Ruhe. Während ich die geschilderte Teilung der Kerne nur einmal vollständig und ein zweites Mal bis zur Bildung der Spindel verfolgen konnte (wo dann die Amoebe konserviert wurde), habe ich die Teilung vierkerniger Amoeben in zwei zweikernige so oft verfolgt, daß gar nicht daran zu zweifeln ist, daß dies die normale Fortpflanzungsweise der Amoeba binucleata ist. Auffallend ist, daß die Kernteilung so langsam erfolgt und daß man trotzdem diesen Vorgang nur sehr selten findet und auch bei massenhafter Konservierung von Amoeben fast gar keine Teilungsstadien erhält. Ich glaube, dies ist dadurch zu erklären, daß die Teilung durch die unnatürlichen Verhältnisse, den Druck des Deckglases usw. verzögert wird und unter natürlichen Bedingungen sehr viel schneller vor sich geht.

An konservierten Tieren konnte ich leider bisher nur wenige Stadien der Kernteilung auffinden, doch zeigen diese noch einige interessante Details. — Der ruhende Kern zeigt ebenso wie das Protoplasma einen durchaus wabigen Bau (Fig. V). Auf die ziemlich dicke Membran, an der ich keine feinere Struktur zu erkennen vermochte, folgt nach innen eine Zone, die kein Chromatin beherbergt; sie besteht aus vier bis fünf Lagen von Waben und ist im ganzen etwas stärker lichtbrechend als der zentrale Teil des Kerns; die Lichtbrechungsdifferenz zwischen dem Wabeninhalt und den Wabenwänden ist nicht sehr groß; die Knotenpunkte des Netzwerks werden von kleinen, nicht färbbaren Körnchen eingenommen; sowohl an der Membran, wie an

---

[1]) l. c.

[2]) A. Brauer, Über die Encystierung von Actinosphaerium eichhorni Ehrbg.; Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 1894, Bd. LVIII, S. 207—208.

[3]) l. c.

der Grenze gegen den zentralen Teil des Kerns bilden die Waben einen Alveolarsaum. Nicht selten ordnen sich die Waben noch regelmäßiger, als es in Fig. V gezeichnet ist, in vier bis fünf konzentrischen Kreisen an; konzentrische Linien in dieser Außenschicht des Kerns hat bereits Gruber [1]) abgebildet, freilich an einem etwas geschrumpften Kern. Der zentrale Teil des Kerns ist mit Chromatinkörpern von verschiedener Größe und Gestalt erfüllt; die größeren von ihnen zeigen wiederum einen vakuolären Bau (Fig. V), nur sind die Wabenwände, die aus Chromatin bestehen, sehr dick gegenüber dem aus hellerer Substanz gebildeten Wabeninhalt. Zwischen den Chromatinkörpern befindet sich ein Wabenwerk, welches weniger lichtbrechend ist als das der peripheren Kernteile. In seinen Wänden und in den Knotenpunkten der Maschen sind hier und da Chromatinkörnchen suspendiert. Die Gestalt, Größe und Anzahl der Chromatinkörper ist sehr variabel und lassen sich alle Übergänge von zahlreichen kleinen bis zu einem großen finden. Wenn nur ein Körper vorhanden ist, so ist er oft langgestreckt und bandförmig in den verschiedensten Richtungen aufgeknäuelt.

Bei der Vorbereitung der Kernteilung wird das Chromatin gleichmäßig durch das Kerninnere verteilt; Fig. VI ist, wie ich glaube, geeignet, über die Art der Verteilung Aufschluß zu geben. Der Lichtbrechungsunterschied zwischen den peripheren und zentralen Teilen des Kerns ist verschwunden und liegt die Annahme nahe, daß dies durch einen Austausch der die zentralen und peripheren Waben erfüllenden Flüssigkeit geschehen ist. Im Zentrum des Kerns liegt ein noch ziemlich ansehnlicher Chromatinkörper, von dem allseits feine Fäden in das periphere Wabenwerk ausstrahlen. Auf diesen Fäden befinden sich Chromatinkörnchen und auch in den Knotenpunkten des Netzwerkes, die dem Zentrum näherliegen, befinden sich schon Anhäufungen chromatischer Substanz, während in den peripheren Teilen noch das Chromatin fehlt. Ob die von dem zentralen Chromatinklumpen ausstrahlenden Stränge wirklich isolierte Fäden sind oder nur die Eckpfeiler zwischen je drei sehr in die Länge gestreckten Waben, kann ich am Präparat nicht erkennen. Jedenfalls scheint die Vermutung, daß diese Gebilde die Leitbahnen sind, auf denen das Chromatin sich gleichmäßig durch den Kern verteilt, nicht zu gewagt zu sein. Zugleich möchte ich an die sehr ähnlichen Bilder, die ich bei den Kernen der Calcituba [2]) erhielt, erinnern. Das Endresultat der Verteilung des Chromatins liegt, wie ich glaube, in dem in Fig. VII dargestellten Kern vor; er zeigt ein ziemlich regelmäßiges Netzwerk als optischen Ausdruck einer Wabenstruktur und durch den ganzen Kernraum gleichmäßig verteilt in den Knotenpunkten des Maschenwerkes runde Chromatinkörnchen von annähernd gleicher Größe, aber nicht bestimmbarer Zahl; ich schätze sie im ganzen Kern auf mehrere hundert.

Von diesem Stadium bis zur Ausbildung der Spindel ist zwar noch ein weiter Weg zu durchlaufen, doch verfüge ich nur über ein Stadium, welches mir ungefähr in der Mitte zwischen dem geschilderten und dem in Fig. IX wiedergegebenen Spindelstadium zu stehen scheint; es ist in Fig. VIII gezeichnet. Die Protoplasmakappen (*pk*) und die Polplatten (*pp*) sind bereits ausgebildet. In bezug auf die ersteren ist übrigens ein bemerkenswerter Unterschied von Actinosphaerium zu konstatieren. Während die Protoplasmakegel bei diesem Heliozoum gegen das übrige Plasma scharf abgegrenzt sind und außer stärkerem Lichtbrechungsvermögen auch eine feinkörnige Struktur besitzen, gehen die flachen Kappen von Amoeba binucleata ohne scharfe Grenze in das wabige Plasma über, sind sehr schwach lichtbrechend und vollkommen strukturlos. Ebenso wie die Plasmakegel sind auch die Polplatten bei Actinosphaerium viel mächtiger entwickelt.

[1]) l. c., Taf. XIV, Fig. 32 *d*.

[2]) cf. F. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LIX, 1895. S. 227.

Der Kern (Fig. VIII) zeigt bereits die abgeflachte, tonnenähnliche Gestalt und die Chromosomen befinden sich schon in der Nähe der Äquatorialebene etwas dichter gesammelt, während sie aus den den Polen genäherten Teilen verschwunden sind. Das Liningerüst ist im äquatorialen Bereich weitmaschig, nach den Polen zu nimmt die Größe der Waben sehr ab. Der wichtigste Fortschritt dieses Stadiums gegen das vorige besteht aber darin, daß die Chromosomen deutlich zweiteilig geworden sind; die Tochterchromosomen sind also bereits vor der Anordnung zur Äquatorialplatte ausgebildet, ein Verhalten, das Brauer [1]) auch bei den Kernen des encystierten Actinosphaerium konstatieren konnte, während Hertwig [2]) bei dem nicht encystierten Actinosphaerium die Teilung der Chromosomen in der Äquatorialplatte angibt. Ich habe die Kernteilung des nicht encystierten Actinosphaerium nachuntersucht und kann Hertwigs Angaben vollständig bestätigen. Es besteht demnach tatsächlich ein wichtiger Unterschied bei der Kernteilung des encystierten und des freilebenden Tieres; auf weitere Unterschiede werde ich an anderer Stelle eingehen.

Das in Fig. IX wiedergegebene Spindelstadium ist das letzte der Kernteilungsstadien, die ich beim konservierten und gefärbten Tier studieren konnte, es bedarf keiner eingehenden Erläuterung; die zweiteiligen Chromosomen haben sich in einer Ebene angeordnet, die von der Fläche gesehen kreisrund und lückenlos erscheint. Die Protoplasmakappen und Polplatten zeigen keine Veränderung gegenüber dem vorigen Stadium. Anstatt der kleinen Waben bemerkt man eine äußerst feine und zarte Strichelung, welche die Äquatorialplatte mit den Polplatten verbindet, gesonderte Fäden vermag ich nicht hierbei zu unterscheiden. Sehr interessante Aufschlüsse über die Bildung der Spindelstreifung aus den kleinen Waben dürften Zwischenstadien zwischen diesen beiden Stadien geben; ich denke mir die Fäden der Spindelfigur durch Längsstreckung von Waben entstanden, ähnlich wie bei den Foraminiferen die dünnsten Pseudopodien dadurch entstehen, daß eine Wabenreihe so lang gestreckt wird, daß der Wabeninhalt durch die Wand diffundiert, während die Wände selbst sich zu einem soliden Achsenstrang zusammenlegen, Verhältnisse, die man am lebenden Tier beobachten kann, wie ich anderenorts zeigen werde.

Oft habe ich Amöben so in zwei Teile zerschnitten, daß jeder Teil nur einen Kern enthielt; die Teilstücke konnte ich zwei Tage am Leben halten, doch vermehrten sie sich niemals und konnte ich auch nicht die Aufnahme von Nahrung beobachten; die Bewegungsfähigkeit schien mir nicht verloren gegangen zu sein. Zwei einkernige Teilstücke von Amöben wurden in Berührung gebracht, doch verschmolzen sie nicht miteinander. — Für die Entscheidung der Frage, ob die Amöben sich außer durch Teilung noch auf andere Weise fortpflanzen, bieten meine Beobachtungen keine Anhaltspunkte.

Daß die geschilderte Kernteilung eine mitotische ist, wird wohl niemand bezweifeln, da sie fast vollkommen mit der bei Actinosphaerium bekannten übereinstimmt; man wird sie ebenso, wie die letztere, als eine unvollkommene Art der Karyokinese auffassen. Der Nachweis der indirekten Kernteilung bei einer Amöbe kann nicht überraschen, nachdem bei nahe verwandten Formen, wie Euglypha [3]) und Arcella [4]) typische Mitose nachgewiesen worden ist. Es erhebt

---

[1]) l. c.

[2]) l. c.

[3]) W. Schewiakoff, Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. XIII. 1888. S. 193.

[4]) A. Gruber, Eine Mitteilung über Kernvermehrung und Schwärmerbildung bei Süßwasserrhizopoden. Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. VI, 1891. S. 114—118.

sich nun die Frage, ob bei allen Amöben eine indirekte Kernteilung erwartet werden muß und ob nur mitotisch sich teilende Kerne zur weiteren Fortpflanzung fähig sind. Gruber[1]) hat sich der Ansicht Zieglers,[2]) daß die direkte Kernteilung sich nur bei dem Untergang geweihten Zellen finde, angeschlossen. Ich kann dem nicht beipflichten, bei Amöben liefert sicher auch die direkte Kernteilung fortpflanzungsfähige Individuen. Bei Amoeba crystalligera habe ich die direkte Kernteilung, wie sie zuerst von F. E. Schulze beobachtet wurde, sicher nachgewiesen und auch die darauf folgende Teilung des Körpers direkt beobachtet; ich kann nach erneuter Untersuchung dieser und einer anderen marinen Amöbe behaupten, daß zahlreiche Generationen nur durch direkte Kernteilung und darauf folgende Körperteilung der einzelnen Individuen entstehen. Bei anderen marinen amöbenartigen Organismen hoffe ich an anderer Stelle den Nachweis erbringen zu können, daß noch ganz andere Kernteilungsmodi als die bisher bekannten vorkommen und bin ich überzeugt, daß auch bei unsern Süßwasseramöben sich verschiedene Modifikationen der direkten und indirekten Kernvermehrung finden werden; jedenfalls weisen hierauf die außerordentlich mannigfaltig und sehr verschieden gebauten Kerne dieser Organismen hin. Der Ansicht Grubers,[3]) daß eine Umlagerung des Chromatins schon auf eine mitotische Kernteilung hinweise, kann ich mich nicht anschließen, weil auch bei anderen Kernteilungsarten, wie z. B. der multiplen Kernvermehrung der Radiolarien und Forminiferen Umlagerungen des Chromatins stattfinden.

Für eine Phylogenie der Karyokinese, wie sie in neuerer Zeit besonders durch Heidenhain angebahnt ist, scheint mir die Zeit noch nicht gekommen zu sein, weil die Kernteilungsvorgänge der für diese Frage wichtigsten Gruppe, der Protozoen, noch lange nicht genügend erforscht sind.

---

[1]) A. Gruber, Amoeben-Studien, Festschrift für Weismann. Freiburg 1894. S. 4.

[2]) Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung. Biolog. Centralblatt 11, 1891, S. 372 f.

[3]) A. Gruber, Amöben-Studien, l. c.

Über Plastogamie bei Foraminiferen.

Kopulation hat man schon bei zahlreichen Rhizopoden beobachtet, doch sind die Vorgänge, die sich hierbei im Innern des Weichkörpers abspielen, besonders die Kernverhältnisse, noch wenig bekannt. Bei Heliozoen ist die Verschmelzung zweier oder auch mehrerer Individuen sehr verbreitet, ebenso bei Süßwassertestaceen, wie Difflugia, Arcella, Euglypha etc. Bei Difflugia, deren Kopulation Verworn [1]) genauer studiert hat, sollen bisweilen nebenkernähnliche Gebilde vorkommen und bei der Kopulation sich ähnliche Vorgänge, wie bei der Konjugation der Infusorien abspielen. Dies ist meines Wissens der einzige Fall, in dem bei der Kopulation der Rhizopoden Kernveränderungen behauptet sind. Doch sagt Verworn selbst, daß er keine Klarheit über diese Prozesse erlangen konnte, und scheint mir daher das Vorkommen von Nebenkernen bei Difflugia noch sehr der Nachprüfung, besonders unter Anwendung der neueren Schnitt- und Färbemethoden zu bedürfen. Ich selbst habe zahlreiche Difflugien, auch kopulierte, in den verschiedensten Stadien geschnitten und mit verschiedenen Kernfärbemitteln (u. a. auch mit der für die Deutlichmachung der Nebenkerne bei Infusorien vorzüglichen Eisenhämatoxylinfärbung nach Benda-Heidenhain) behandelt, aber immer nur den einen großen, wabig gebauten Kern gefunden, der bei der Kopulation in beiden Individuen sich stets im Ruhezustand befand. Die einzigen Veränderungen, die er überhaupt nach meinen Beobachtungen durchmacht, sind die Vorbereitungen zur Teilung, die vor der bekannten Zweiteilung dieser Tiere auf mitotische Weise, ähnlich wie bei Euglypha,[2]) erfolgt, worauf ich a. O. näher eingehen werde. Ich glaube daher, daß die Nebenkerne bei Difflugia durch irgendwelche unbekannte Stoffwechselprodukte vorgetäuscht worden sind. Die übrigen Beobachtungen Verworns an Difflugien kann ich vollständig bestätigen.

Der zweite mir bekannte Fall, in dem bei der Kopulation von Rhizopoden auch die Kernverhältnisse genauer studiert wurden, betrifft die Verschmelzung von Actinosphärien. Hier hat Johnson [3]) zahlreiche Stadien der Verschmelzung auf Schnittserien untersucht und nachgewiesen, daß in den kopulierenden Individuen keine Kernveränderungen eintreten, ebensowenig konnte er nach der Kopulation eine besondere Art der Fortpflanzung konstatieren, nur die Vermehrung durch Teilung schien lebhafter zu sein. Johnson nennt die bei Actinosphaerium gefundene Art der Zellverschmelzung „Plastogamie". Dieser Ausdruck stammt von Hartog und

---

[1]) cf. Verworn, Biologische Protisten-Studien, II. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1890. Vol. 50. S. 443.

[2]) cf. Schewiakoff, Die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. 1888, vol. 13. S. 193, t. 6—7.

[3]) cf. Johnson, The Plastogamy of actinosphaerium. Journ. of Morph., 1894, vol. 9, S. 269—276.

wird in seiner ideenreichen Abhandlung über die Probleme der Fortpflanzung[1]) für die Art der Zellverschmelzung gebraucht, bei der es nicht zur Verschmelzung der Kerne kommt (z. B. bei der Plasmodienbildung der Myxomyzeten). Er faßt diese Art der Kopulation als eine Vorstufe der „Karyogamie" auf, die durch die Kernverschmelzung charakterisiert ist. Ich muß die Kopulation von Difflugia, Centropyxis, Arcella, Acanthocystis, Nuclearia nach meinen Beobachtungen an diesen Formen, die ich später genauer mitteilen werde, vorläufig für Plastogamie halten. Daß bei Actinophrys hingegen Karyogamie vorkommt, wird demnächst a. O. gezeigt werden. In Folgendem soll in Kürze[2]) die Kopulation bei einigen Foraminiferen geschildert werden, in welcher Rhizopodengruppe dieser Vorgang meines Wissens bisher noch nicht bekannt geworden ist. Genauer studiert habe ich die Plasmaverschmelzung bei Patellina corrugata Will, und Discorbina globularis d'Orb., kopulierte Individuen aber auch bei zahlreichen anderen Foraminiferen gelegentlich beobachtet.

1. Patellina corrugata Will.

Zum Verständnis der Kopulation ist es notwendig, vorher etwas auf den Bau und die Fortpflanzung dieser Form einzugehen. Patellina ist eine kalkschalige, perforate Polythalamie und besitzt die Gestalt eines Hohlkegels. Die Spitze desselben wird von einer mehr oder weniger kugligen bis scheibenförmigen Embryonalkammer gebildet, hieran schließen sich in einer helizoiden Spirale die Windungen der Schale, welche die Wand des Hohlkegels einnehmen. Dieselben stellen anfangs eine einfache, ungekammerte Röhre dar, gehen dann aber in eine zweizeilige Kammerung über, daß heißt je eine Kammer nimmt die Hälfte eines Umgangs ein. Für unsere Spezies ist es charakteristisch, daß die jüngeren Kammern durch transversale Septa in sekundäre Kämmerchen geteilt werden. Rhumbler[3]) stellt Patellina wegen des ungekammerten, spiraligen Anfangsteils der Schale zu den Spirillinen, worin ich ihm vollkommen Recht gebe; ich habe einige Male Formen beobachtet, bei denen die Kammerung erst sehr spät (nach sechs bis sieben Windungen) auftrat, und die bis dahin den Spirillina-Charakter zeigten. — Die von den Windungen der Schale umgebene Höhlung des Kegels kann man, wie bei Schnecken, als Nabelhöhle bezeichnen. Der obere Teil derselben ist gewöhnlich mit sekundär aufgelagerter Schalensubstanz ausgefüllt, die bei älteren Formen bisweilen von unregelmäßigen Kämmerchen durchsetzt ist.

Patellina läßt sich außerordentlich leicht in Aquarien züchten und trat in manchen meiner Gläser so epidemisch auf, daß ein Deckglas, welches am Abend in das Aquarium hineingelegt wurde, am anderen Morgen dicht mit Patellinen bedeckt war. — Meine an Aquarien-Exemplaren hier in Berlin (die Tiere stammten aus Rovigno) gemachten Beobachtungen, konnte ich an freilebenden zu Bergen an der Norwegischen Küste bestätigen. — In einzelnen Gläsern waren die Schalen der Patellinen so kalkarm und daher durchsichtig, daß man die Kerne gut erkennen konnte; dies dürfte daher rühren, daß in diesen Gläsern mehrere Jahre hindurch viele Generationen von Foraminiferen gezüchtet waren und infolge dessen im Meerwasser nicht mehr

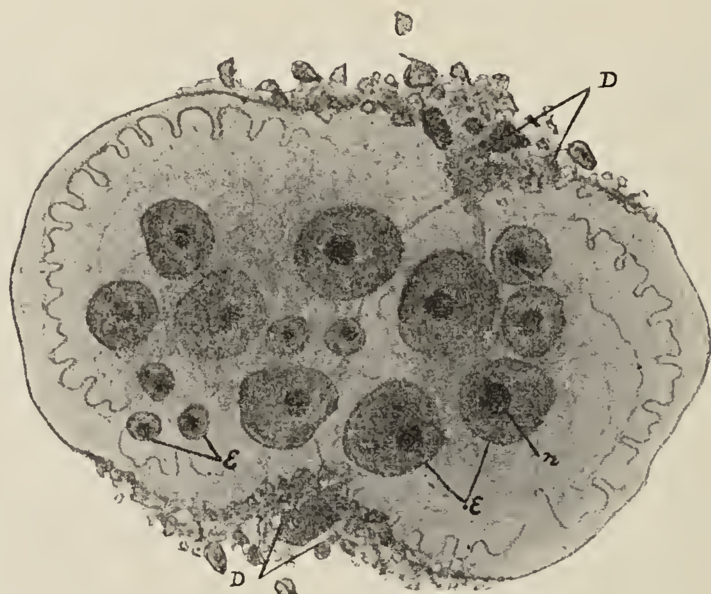
---

[1]) cf. Hartog, Some Problems of Reproduction. Quart. Journ. microsc. Sci., 1892, No. 5, vol. 33, p. 7.

[2]) Diese, wie alle meine bisherigen Mitteilungen über Foraminiferen sind nur als vorläufige aufzufassen. Eine genaue und mit Abbildungen versehene Darstellung der geschilderten Verhältnisse wird in meiner monographischen Bearbeitung der Foraminiferen-Fortpflanzung gegeben werden, die, wie ich hoffe, in Jahresfrist fertiggestellt werden kann.

[3]) cf. Rhumbler, Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren. Nachrichten d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen 1895, Heft 1, S. 85.

genügend Kalk vorhanden war. Um die Kerne leicht erkennbar zu machen, sind auch die Nahrungsverhältnisse zu berücksichtigen. Patellina nimmt sowohl tierische als pflanzliche Nahrung auf; die Verdauung erfolgt außerhalb der Schale vermittels der Pseudopodien, was für das Studium der Kerne sehr günstig ist, weil das Plasma rein und durchsichtig bleibt. Nun habe ich aber beobachtet, daß, wenn die Patellinen, Copepoden-Nauplien oder Infusorien, überhaupt Tiere verzehrten, außerordentlich zahlreiche und große kristallinische Exkretkörner auftraten, welche die Beobachtung der Kerne ganz unmöglich machten; bei Diatomeennahrung war dies nicht der Fall, hier trat zwar das bekannte braune, körnige Pigment auf (Diatomin?), doch hoben sich von demselben die hellen Kerne sehr deutlich ab. Aus diesem Grunde habe ich die Patellinen nur auf Diatomeenrasen gezüchtet. Nachdem Deckgläser in anderen Aquarien sich mit Diatomeen bedeckt hatten, wurden sie in die Patellina-Gläser gebracht, um mit diesen Foraminiferen bevölkert zu werden. Zur Untersuchung wurden sie herausgenommen, auf der Seite, auf welcher die wenigsten Patellinen saßen, abgetrocknet und mit der nassen Seite auf den Objektträger gelegt, doch mit Glasleisten so unterstützt, daß die Schalen der Foraminiferen gar nicht gedrückt wurden. So konnte ich die Patellinen von ihrer Unterseite mit den stärksten Vergrößerungen beobachten, ohne sie zu stören. Während der Pausen der Beobachtung wurde das Deckglas dann an einem Faden senkrecht in das Aquarium gehängt. Die Tiere sitzen auf demselben so fest, daß man sie mit dem ganzen Deckglas fixieren, entkalken und wie aufgeklebte Schnitte färben kann, was zur Kontrolle der am lebenden Tier gemachten Beobachtungen sehr günstig ist. Später habe ich mit noch besserem Erfolge zur Beobachtung und Konservierung mein Mikroaquarium[1]) benutzt, das auch während der Beobachtungspausen in das Aquarium gehängt wurde. Leider ist es mir nicht möglich, hier auf die Details der für die Foraminiferen-Untersuchung sehr wichtigen Deckglaszucht näher einzugehen und muß ich wiederum auf meine ausführliche Arbeit verweisen, in der ich meine Beobachtungsmethoden eingehend schildern werde. Die Hauptbedingung, die erfüllt werden muß, um die Foraminiferen lebenskräftig zu erhalten und zur Fortpflanzung zu bringen, besteht in der Regulierung des Salzgehalts und in der Sorge für sehr reichliche Nahrung.



Figurenerklärung: Zwei kopulierte Individuen von Patellina corrugata in der Embryonenentwicklung begriffen, von unten gesehen. D = Detritushaufen. E = Embryonen. n = Kern derselben.

Patellina ist während des größten Teiles ihres Lebens einkernig; die Kernvermehrung tritt gewöhnlich erst kurz vor der Fortpflanzung ein. Der große, feinwabig strukturierte, kuglige Kern liegt im Ruhestadium stets in der Embryonalkammer, was seine Auffindung und Beobachtung im Leben sehr erleichtert. Erst wenn er sich zur Teilung anschickt, rückt er in die Spirale hinein und streckt sich sehr in die Länge. Hierauf nimmt er Flüssigkeit auf und wird vacuolisiert, die chromatische Substanz sondert sich innerhalb der jetzt deutlich erkennbaren Kernmembran in mehrere hintereinander gelegene Abschnitte, so daß der Kerninhalt wie segmentiert

[1]) cf. Schaudinn, Ein Mikroaquarium. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk., 1894, vol. 9, S. 326.

erscheint; dann verschwindet die Kernmembran, die Kernsegmente lösen sich voneinander, werden durch die Plasmaströmung im ganzen Weichhörper zerstreut und gleichen, nachdem sie sich abgerundet haben, vollständig dem Mutterkern. Die Zahl der Teilstücke, in die der Kern zerfällt, ist bei den einzelnen Individuen sehr verschieden, selten waren es nur zwei, meistens 7—10. (Diese Beobachtungen sind am lebenden Tier gemacht und an gefärbtem Material kontroliert worden, was leider bei vielen anderen Foraminiferen wegen der Undurchsichtigkeit der Schale nicht möglich ist; doch kann man bei fast allen jungen Foraminiferen die Kerne, wenn man sie einmal gefärbt und die Struktur erkannt hat, auch im Leben auffinden.) Diese Art der multiplen Kernfragmentierung ist die einfachste, welche ich bei Foraminiferen gefunden habe; sie läßt sich dadurch, daß zuweilen nur zwei Teilstücke vorkommen, leicht an die direkte Kerndurchschnürung anschließen. Andererseits finden sich innerhalb der Foraminiferengruppe mannigfaltige Übergänge von diesem einfachen Kernteilungsmodus bis zu der komplizierten multiplen Kernvermehrung bei Polystomella und Saccammina.[1])

Einzelne der Tochterkerne von Patellina können sich nun wieder auf eben dieselbe Weise wie der Mutterkern vermehren und eine Generation kleinerer Kerne bilden, so daß man bei demselben Tier Kerne von sehr verschiedener Größe findet, doch ist die Zahl derselben nicht sehr groß; selten habe ich mehr als 30 beobachtet, gewöhnlich aber viel weniger.

Die einzige Art der Fortpflanzung, die ich bei Patellina beobachtet habe, ist die Embryonenbildung, die ich bereits in meiner ersten Mitteilung[2]) erwähnte. Ähnlich wie bei Polystomella fließt sämtliches Plasma aus der Schale heraus, sammelt sich aber hier interessanterweise in der Nabelhöhle an, die als Brusthöhle dient, und teilt sich in soviel Teilstücke als Kerne vorhanden sind (nur ausnahmsweise erhält ein Embryo zwei oder drei Kerne). Und zwar steht die Größe der Teilstücke im Verhältnis zur Größe der Kerne. Sind daher die Kerne von sehr verschiedener Größe, so sind es auch die Embryonen (cf. die Figur). Ebenso variabel, wie die Größe, ist auch die Zahl der Embryonen, sie schwankt zwischen 30 und 5. — Dimorphismus kommt bei der mir vorliegenden Patellina nicht vor. Die Teilstücke sondern Schale ab und kriechen, nachdem sie eine oder mehrere Windungen angebaut haben, unter der Mutterschale hervor. —

Nach dieser kurzen Schilderung der Fortpflanzung kann ich mich zu den Beobachtungen über die Kopulation wenden, die bei Patellina sehr häufig vorkommt und durch die Deckglasmethode auch leicht zu verfolgen ist.

Wenn zwei kopulationsfähige Individuen sich soweit genähert hatten, daß die Pseudopodien sich berührten, so erfolgte an der Berührungstelle eine Verschmelzung der beiderseitigen Pseudopodien, und es zeigte sich eine lebhaftere Plasmaströmung nach dieser Stelle hin. Nach kurzer Zeit waren sämtliche Pseudopodien beider Tiere gegeneinander gerichtet und näherten sich die Schalen immer mehr, bis sich schließlich die Ränder derselben berührten. Die Pseudopodien waren inzwischen zu einer breiten Plasmabrücke verschmolzen, die unter den Schalenrändern die beiden Weichkörper verband; indem sich dieselbe verdickte, wurden beide Schalen an der Berührungsstelle etwas gehoben; hierauf kontrahierte sich die Brücke immer stärker

---

[1]) Die von Rhumbler in seiner Saccamina-Monographie (Zeitschrift f. wiss. Zool., 1894, vol. LVII, S. 560) gemutmaßte multiple Kernvermehrung findet tatsächlich statt; die Kernsubstanz wird durch den ganzen Weichkörper zerstreut, sammelt sich dann wieder in einzelnen Gruppen an, die zu den Tochterkernen sich ausbilden. Die Embryonen werden durch Teilung des Plasmas innerhalb der Schale gebildet, und erhält jeder Embryo einen Kern. Die jungen Tiere verlassen die Mutterschale, nur mit einer Gallerthülle bekleidet.

[2]) Schaudinn, Die Fortpflanzung der Foraminiferen usw. Biolog. Centralbl., 1894, Bd. XIV, S. 162.

und zog den einen Schalenrand bis zur halben Höhe der andern Schale empor. Von unten betrachtet erschienen die Schalenränder nun als zwei sich schneidende Kreise (cf. die Figur). Die beiden Nabelhöhlen kommunizierten an der Plasmabrücke miteinander und bildeten zusammen einen Hohlsaum mit ellipsoidalem Grundriß. An ihren Längsseiten stand diese Höhle mit der Außenwelt durch die beiden langen Spalten in Verbindung, die durch die Hebung der Schalen entstanden waren. Diese Öffnungen werden mit Steinchen, Diatomeenpanzern und anderem für die Pseudopodien erreichbaren Detritus zugestopft (cf. die Figur). Die beiderseitigen Detritushaufen dienten zugleich als Unterbau und Stütze für die erhobenen Schalenränder, so daß, als der Zug der Plasmabrücke aufhörte, die Schalen trotzdem in ihrer Lage verharrten. Während dieser Vorgänge war die Plasmabrücke auf Kosten beider Weichkörper immer dicker geworden, bis schließlich sämtliches Plasma aus den Kammern beider Schalen herausgeflossen war und sich in der allseitig abgeschlossenen gemeinsamen Nabelhöhle zu einem Klumpen vereinigt hatte. Der ganze bisher geschilderte Prozeß dauerte meistens kaum eine Stunde, bisweilen aber auch zwei bis vier. —

Nach einiger Zeit (wenige Stunden, aber bisweilen auch Tage) zerfiel der Plasmaklumpen in zahlreiche Teilstücke (cf. die Figur), die sich in derselben Weise, wie bei nicht kopulierten Tieren zu beschalten Embryonen ausbildeten und unter Wegräumung der Detritushaufen die Bruthöhle verließen. — In ganz ähnlicher Weise wie zwei Individuen können sich auch drei, vier und selbst fünf Patellinen zur Brutbildung vereinigen. — In allen Fällen waren die Tiere bei Beginn der Verschmelzung einkörnig und erfolgte die Kernvermehrung nach der Vereinigung des Plasmas, doch habe ich niemals, weder bei lebenden noch konservierten Tieren in irgend einem Stadium des Kopulationsprozesses auch nur Andeutungen von Kernverschmelzungen beobachtet. Deshalb halte ich die Kopulation von Patellina für einfache Plastogamie.

Nachdem ich festgestellt hatte, daß alle Individuen, bei denen ich die Kopulation beobachtete, bei Beginn derselben einkernig waren, schien es von Interesse zu untersuchen, ob n u r einkernige Tiere zur Verschmelzung fähig seien; ich habe daher zahlreiche Individuen zusammengebracht und beobachtet, daß häufig die Pseudopodien bei Berührung nicht verschmolzen, sondern sich kontrahierten; untersuchte ich die Kernverhältnisse solcher Individuen genauer, so fand ich stets, daß sie in beiden Tieren verschieden waren; selbst wenn beide einkernig waren, so war bei dem einen der Kern noch im Ruhezustand, bei dem anderen bereits in der Vorbereitung zur Vermehrung; waren beide vielkernig, so zeigte die Struktur und Zahl der Kerne Verschiedenheiten. Suchte ich andrerseits zwei sicher einkernige Individuen heraus, bei denen der Kern noch in der Embryonalkammer lag, sich also in Ruhe befand, so gelang es stets, sie zur Verschmelzung zu bringen.

Diese Beobachtungen sind von Interesse im Hinblick auf die Resultate, die vor kurzem Jensen [1]) bei seinen schönen experimentellen Untersuchungen an Foraminiferen (Orbitolites und Amphistegina) erhielt. Dieser Forscher fand nämlich, daß die Pseudopodien zweier Individuen derselben Art bei Berührung nicht verschmelzen, sondern sich im Gegenteil „kontraktorisch erregen“, während bei demselben Individuum die Pseudopodien bekanntlich sehr zur Verschmelzung neigen. Aus diesem Verhalten schließt er, daß „das Protoplasma verschiedener Individuen physiologisch verschieden ist“ (wahrscheinlich in der chemischen Zusammensetzung). Nach meinen Beobachtungen an Patellina kann ich ergänzend hinzufügen, daß bei Foraminiferen sich

[1]) Jensen, Über individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Archiv f. Physiologie, 1895, Bd. 62, S. 172.

Individuen derselben Art finden, die diese physiologischen Differenzen nicht zeigen. Ferner sagt Jensen am Schlusse seiner Arbeit, „es ist bemerkenswert, daß für diese physiologischen Verschiedenheiten keinerlei morphologische Anhaltspunkte gegeben sind. Hierzu muß ich bemerken, daß nach meinen oben geschilderten Beobachtungen die Kernverhältnisse solche morphologischen Anhaltspunkte bieten, indem die physiologischen Unterschiede (Unfähigkeit der Verschmelzung) sich nur bei Verschiedenheit der Kernverhältnisse zeigen. Ob dies freilich für alle Foraminiferen gilt, ist erst zu untersuchen, doch ist es mir nach meinen Erfahrungen an anderen Formen sehr wahrscheinlich.

2. Discorbina globularis d'Orb.

Da die Kopulation bei dieser Form in den wesentlichen Punkten ähnlich wie bei Patellina erfolgt, kann ich mich kurz fassen und nur einige Verschiedenheiten hervorheben. Bei Discorbina legen die beiden kopulierenden Tiere sich gewöhnlich mit ihren Basalseiten so aneinander, daß die beiden Mündungen sich gegenüberliegen. Häufig werden die Mündungen durch Resorption der sie umgebenden Schalenmasse sehr erweitert, doch können auch an anderen Berührungsstelllen die Wände beider Schalen resorbiert werden, so daß die Weichkörper durch breite Plasmabrücken in Verbindung treten. Die Kernverhältnisse sind sehr ähnlich wie bei Patellina. Auch Discorbina ist lange einkernig und verschmelzen stets nur einkernige Individuen miteinander.

Die multiple Kernvermehrung von Discorbina nimmt eine Mittelstellung zwischen der von Patellina und Calcituba [1]) ein. Bei Patellina sind die Kammern sehr schmal und infolgedessen muß der Kern bei seiner Vergrößerung vor der Vermehrung sich in die Länge strecken und die Kernsubstanzgruppen, die zu den Tochterkernen werden, müssen sich in einer Längsreihe anordnen. In den aufgeblähten Kammern von Discorbina bleibt der Kern kugelig wie bei Calcituba und nehmen die entsprechenden Kernsubstanzgruppen vor dem Zerfall des Kerns die peripheren Teile desselben ein; während sie aber bei Calcituba klein und in großer Zahl vorhanden sind, werden bei Discorbina, wie bei Patellina nur wenige größere gebildet. — Einen Dimorphismus der Kernverhältnisse habe ich bei der mir vorliegenden Spezies von Discorbina nicht beobachtet. Die Fortpflanzung ist einfache Embryonenbildung innerhalb der Schale, wie ich bereits a. O. [2]) erwähnt habe. Bei den kopulierten Tieren erfolgt die Kernvermehrung und Embryonenbildung in beiden Individuen gleichzeitig. Die Embryonen sind einkernig und bilden schon innerhalb der Mutterschale zwei oder drei beschalte Kammern. Beim Auskriechen wird die Mutterschale aufgebrochen.

Ein Unterschied zwischen der Kopulation von Discorbina und Patellina besteht darin, daß bei ersterer die kopulierten Individuen noch lange Zeit umherkriechen und auch Nahrung aufnehmen, während sie bei Patellina gleich zur Fortpflanzung schreiten.

Bei Discorbina werden die beiden Schalen der kopulierten Tiere häufig durch sekundäre Kalkmasse fest verbunden. Auch hier habe ich ebensowenig, wie bei Patellina Kernverschmelzungen beobachtet, weshalb ich die Kopulation von Discorbina ebenfalls nur für Plastogamie halte.

Das Vorkommen von Kopulation bei Foraminiferen ist meines Wissens bisher nirgends erwähnt worden, doch glaube ich, daß einige anders gedeutete Befunde auf Kopulation zurück-

[1]) cf. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen, I. Zeitschrift f. wiss. Zool., 1895, Bd. 59, S. 321.
[2]) cf. l. c., Biol. Centralbl., 1894, Bd. 14, S. 162.

zuführen sind, nämlich die „double specimens“, die Brady [1]) bei verschiedenen Foraminiferen beschrieben und abgebildet hat. Er fand bei Textularia folium Park. et Jones und bei mehreren Spezies von Discorbina nicht selten zwei Schalen mit ihren Basen in der Weise verbunden, wie ich es bei Discorbina globularis beobachtet habe. Er deutet diese Doppelformen als Fortpflanzungsstadien, indem er glaubt, daß das eine Individuum aus dem andern durch Teilung, ähnlich wie bei Süßwassertestazeen hervorgegangen sei. Daß diese Vorstellung bei unseren heutigen Kenntnissen der Foraminiferen-Fortpflanzung und Kammerbildung unmöglich ist, bedarf keines Beweises. Hingegen stößt die Auffassung, daß diese Doppelformen kopulierte Individuen sind, auf keine Schwierigkeit.

---

[1]) cf. Brady, Report on Foraminifera, 1884. Chall. Rep., vol. XI, p. 357, t. 42, f. 5; p. 648, 49, t. 89, 90.

Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp.

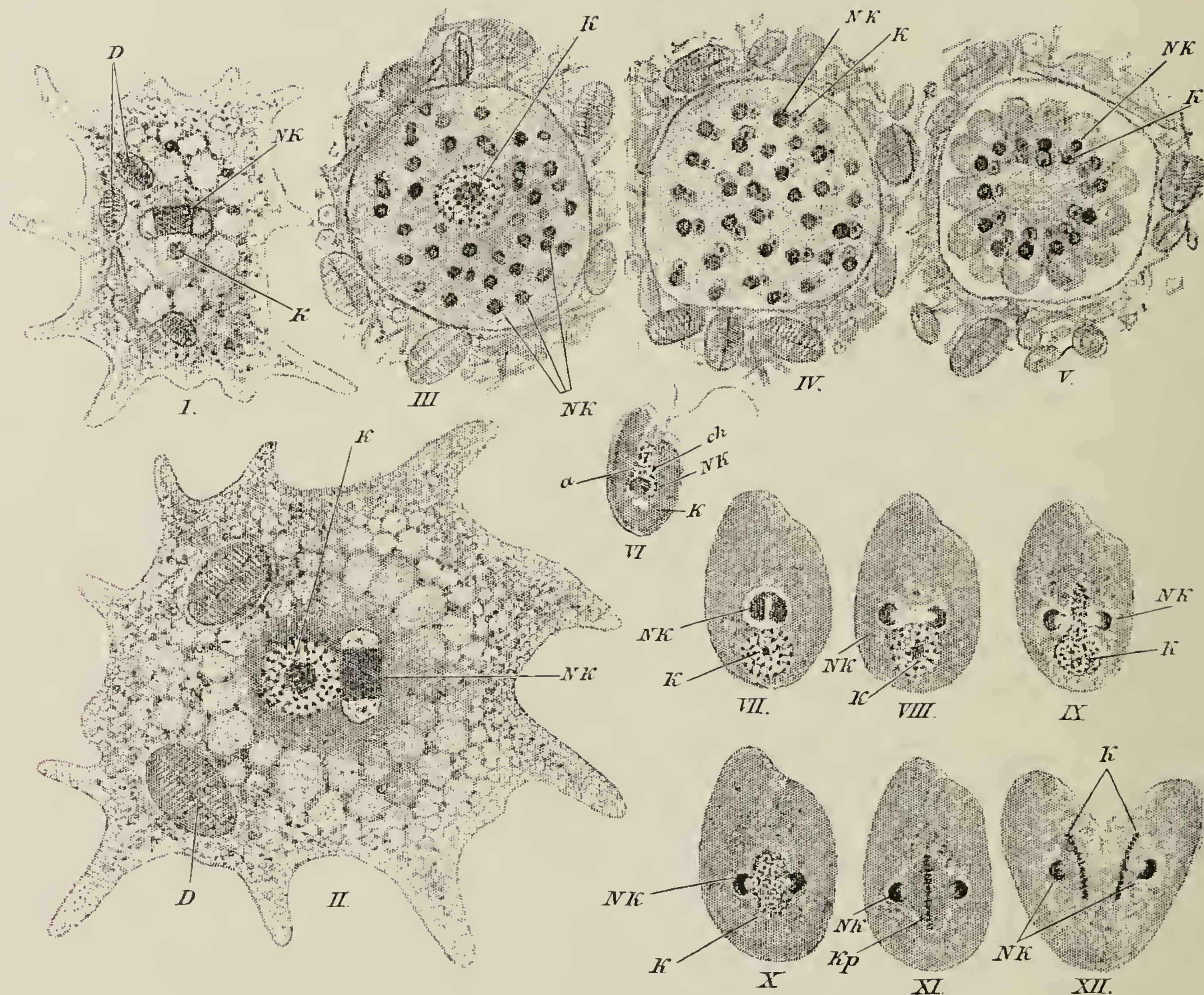
Im Laufe der letzten zwei Jahre hatte ich wiederholt Gelegenheit, in den Meerwasseraquarien des Berliner Zoologischen Instituts einen amoebenartigen Organismus zu beobachten, der mir besonders wegen seiner Kernverhältnisse auffiel. Er war einkernig, und der Kern zeigte den bei Rhizopoden sehr verbreiteten bläschenförmigen Bau; neben demselben lag stets ein stark lichtbrechendes, kugliges oder wurstförmiges, scharfbegrenztes Gebilde, wie es bei keiner Amoebe bisher beobachtet war. Lange Zeit konnte ich keine anderen Stadien auffinden und auch nicht die Art der Vermehrung dieses Rhizopoden beobachten. Zum eingehenden Studium und zur sorgfältigen Züchtung dieser Amoebe wurde ich erst veranlaßt, als ich bemerkte, daß dieselbe sich auf Deckgläsern einfand, die senkrecht in die Aquarien gehängt waren, um die Verwandlung von Foraminiferenschwärmern zu verfolgen. Diese Beobachtung erweckte nämlich die Vermutung, daß die Amoeben nur im Schwärmsporenstadium auf die Deckgläser gelangt sein könnten. — Schon vorher war mir aufgefallen, daß gleichzeitig mit dem epidemischen Auftreten der Amoeben in denselben Gläsern auch in großen Mengen kleine braungelbe, zweigeißelige Flagellaten sich zeigten. Eine genauere Untersuchung der letzteren ergab, daß sie ganz ähnliche Kernverhältnisse wie die Amoeben aufwiesen, nämlich auch einen stark lichtbrechenden Körper neben dem bläschenförmigen Kern. Vermittels der Deckglasmethode und durch Anlage von Reinkulturen in kleinen Glasschalen, sowie durch Zucht und Beobachtung in meinem Mikroaquarium[1]) gelang es festzustellen, daß die erwähnten Amoeben und Flagellaten nur verschiedene Zustände desselben Organismus sind. Die Amoeben, die sich durch Zweiteilung vermehren, gehen am Ende ihres vegetativen Lebens in den Cystenzustand über. Der Cysteninhalt teilt sich in zahlreiche Teilstücke, die sich zu den zweigeißeligen Flagellaten ausbilden und die Cystenhülle verlassen. Die Flagelaten sind durch die Vermehrung durch Längsteilung charakterisiert und gehen zuletzt unter Verlust der Geißeln in den Amoebenzustand über.

Diesen Entwicklungszyklus konnte ich in seinen wichtigen Stadien nicht nur an den lebenden Tieren, sondern auch an Serien konservierter und gefärbter Individuen verfolgen. Im Folgenden sollen ganz in Kürze nur die Endresultate meiner Beobachtungen mitgeteilt werden; eine ausführliche Begründung derselben, sowie eine genaue Darstellung der Untersuchungsmethoden behalte ich mir vor.

Ich nenne den amoebenähnlichen Organismus zu Ehren des Verfassers der „Rhizopodenstudien“, meines verehrten Lehrers, des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Franz Eilhard Schulze, „Paramoeba eilhardi“.

[1]) Schaudinn, Ein Mikroaquarium usw. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. 1894, Bd. IX, S. 326.

Zu dem Gattungsnamen „Paramoeba“ muß ich von vornherein bemerken, daß er durchaus provisorisch ist, denn ich glaube sicher, daß man bei vergleichendem Studium gewisser Flagellaten den Schwärmerzustand unseres Organismus bei einer schon bekannten Gattung dieser Protozoen wird unterbringen können.



Figurenerklärung.

Alle Figuren stellen Stadien von Paramoeba eilhardi dar und sind mit dem Winkelschen Zeichenapparat nach der Natur entworfen; Fig. I und VI nach lebenden Tieren, die übrigen Figuren nach Präparaten. Die Individuen waren mit Sublimat fixiert und mit Eisenhämatoxylin (nach Benda-Heidenhain) gefärbt. Vergrößerung von Fig. I und III—VI etwa $\frac{800}{1}$, von Fig. II und VII—XII etwa $\frac{1500}{1}$. Die Originalzeichnung wurde bei der Reproduktion etwas verkleinert. *K* bedeutet in allen Figuren = Kern, *NK* = Nebenkörper, *D* = Diatomeen, *a* = Amylum, *ch* = Chromatophoren. Fig. I und II Amoebenzustand, III—V Cystenzustand, VI—XII Flagellatenzustand, (VIII—XII fünf Stadien der Längsteilung der Flagellaten.

I. Der Amoebenzustand (Fig. I und II).

Die Größe der Paramoeba schwankt zwischen 10 und 90 μ. Der Körper liegt meistens flach scheibenförmig der Unterlage auf, doch kann er wie bei jeder Amoebe seine Gestalt sehr verändern. Von dem Rande der Scheibe gehen allseitig stumpflobose, fingerförmige Pseudopodien aus (Fig. I und II), deren Länge selten die Hälfte des Scheibendurchmessers übertrifft.

Das Plasma ist meistens farblos, selten hat es, namentlich bei ganz jungen Exemplaren,

eine schwache, diffuse, gelblich-braune Färbung, die, wie weiter unten gezeigt werden soll, wahrscheinlich von den Chromatophoren der Flagellaten herrührt. Bei den kleinsten Amoeben erscheint der Weichkörper gleichmäßig fein granuliert, bei älteren ist eine Scheidung in dunkleres Entoplasma und hyalines Ektoplasma meist recht deutlich ausgeprägt (Fig. I). Das körnige Entoplasma ist dicht mit Flüssigkeitsvacuolen durchsetzt, die in den zentralen Teilen größer sind, als in den peripheren (Fig. I). Daß eine derselben pulsierte, habe ich nicht beobachtet, doch wechseln sie sehr langsam ihre Lage zueinander, was auf Strömungen im Plasma schließen läßt. Paramoeba ist sehr träge, sie kriecht sehr langsam und kann oft stundenlang auf derselben Stelle verharren.

Von Inhaltsgebilden des Weichkörpers fallen zunächst Nahrungskörper auf. Die Amoebe verzehrt hauptsächlich einzellige Algen, Diatomeen und Bakterien, die sie wie andere Amoeben umfließt. Die Verdauung findet im Entoplasma in Nahrungsvacuolen statt.

Das dunkle Aussehen des Entoplasma rührt von zahlreichen Körnchen her, die dasselbe erfüllen. Erstens finden sich kleine farblose, scharf konturierte Körperchen von unbekannter Bedeutung; zweitens grössere, scharf konturierte, unregelmäßig eckige Körner; dieselben sind doppeltbrechend, haben einen grüngelblichen Schimmer und liegen häufig zu Conglomeraten vereinigt; sie lösen sich leicht in Mineralsäuren und dürften Exkretkörnchen sein, wofür besonders ihre Ähnlichkeit mit den durch Schewiakoff's Untersuchungen bekannt gewordenen Exkretkörnern von Paramacium spricht. Ähnlich stark lichtbrechende aber farblose Kügelchen bräunten sich in Osmiumsäure und lösten sich leicht in Alkohol, dürften also wohl als Fett gedeutet werden. — Bei sehr starker Vergrößerung bemerkt man schon am lebenden Tier, deutlicher noch am konservierten und gefärbten, daß das ganze Plasma feinwabige Struktur aufweist, auch das bei schwacher Vergrößerung hyalin erscheinende Ektoplasma ist mit feinen etwa $1/2$ μ großen Waben dicht durchsetzt (Fig. II).

Besonders erwähnt sei, daß es mir nicht gelungen ist, Stärke durch die Jodreaktion im Weichkörper der Amoeben nachzuweisen, während die Flagellatengeneration reichlich Stärke enthält.

Der Kern liegt gewöhnlich im Zentrum des Entoplasmas; er besitzt kuglige Gestalt und hat einen Durchmesser von 7—10 μ. Im Leben erscheint er als helle Blase mit größerem, zentralen, stärker lichtbrechenden Binnenkörper. Eine deutliche doppeltkonturierte Membran ist nicht zu erkennen, obwohl sich der Kern scharf von dem übrigen Plasma abhebt. Im hellen Raum, zwischen Binnenkörper und Kerngrenze, kann man bei stärkster Vergrößerung ein feines Netzwerk erkennen, in dessen Knotenpunkten sich stärker lichtbrechende Körnchen befinden, die sich bei Färbung als Chromatin erweisen.

Dicht neben dem Kern liegt stets das bereits zu Anfang erwähnte, stark lichtbrechende, scharf konturierte Gebilde. Ich will dasselbe zunächst mit einem ganz indifferenten Namen, etwa als „Nebenkörper“ bezeichnen. Bei den kleinsten Amoeben ist es kuglig und ungefähr von derselben Größe, wie der Kern. In diesem Stadium zeigt der Nebenkörper nur einige dunklere Granulationen im Innern und ist von einem hellen Hof umgeben. Mit dem Wachstum der Amoeben streckt er sich in die Länge und nimmt wurstförmige Gestalt an. Seine Gestalt (Fig. I und II *NK*) und sein Bau sind so charakteristisch, und so deutlich ist er im Leben zu erkennen, daß ich es für kaum möglich halte ihn zu übersehen, weshalb er das beste Merkmal unseres Organismus ist. Der wurstförmige Körper liegt stets der Oberfläche des Kerns dicht auf und läßt während des größten Teils des Amoebenzustandes drei scharf gesonderte Abschnitte erkennen (Fig. I und II *NK*), ein mittlerer stark lichtbrechender Abschnitt hebt sich scharf von zwei blassen halbkugligen Seitenteilen ab. Das Mittelstück erscheint am lebenden Tier grob

granuliert und zeigt bisweilen eine feinnetzige oder auch längsstreifige Struktur. Die ihm zu beiden Seiten aufsitzenden hellen Halbkugeln enthalten im Innern ein oder wenige stärker lichtbrechende Körnchen.

Besonders bemerkenswert ist das Verhalten des Nebenkörpers gegen Farbstoffe. Während er mit den gewöhnlichen Kernfärbemitteln, wie Safranin, Boraxkarmin, Eosin, Hämatoxylin sich wenig oder gar nicht färbt, nimmt sein Mittelstück bei Anwendung der Eisen-Hämatoxylinfärbung nach Benda-Heidenhain (Eisenoxyd-Ammoniakbeize, Hämatoxylinfärbung, Ausziehen mit Eisenoxyd-Ammoniaklösung) eine tiefdunkelblaue Färbung an. Behandelt man die Amöben vor der Beize mit Bordeauxrot, so bleibt das Chromatin des Kerns ungefärbt, während das Mittelstück tiefschwarz wird; doch ist zu bemerken, daß hierbei nur die im Leben stark lichtbrechenden Körnchen, die dasselbe dicht erfüllen, die Färbung annehmen, die Zwischensubstanz bleibt farblos; ebenso färben sich in den seitlichen Halbkugeln nur die Körnchen schwarz. Die im Nebenkörper enthaltenen Körnchen verhalten sich also den Farbstoffen gegenüber ebenso, wie die Zentrosomen (bzw. Mikrozentren) in den Sphären der Metazoenzellen. Ohne auf die Strukturveränderungen des Kerns und Nebenkörpers während des Amoebenzustands noch weiter einzugehen, will ich hier nur erwähnen, daß der Kern am gefärbten Tier außerordentlich deutlich die schon erwähnte feinnetzige (nach meiner Auffassung wabige) Struktur aufweist. Der zentrale Binnenkörper färbt sich ebenso intensiv, wie die Chromatinkörnchen in den Knotenpunkten des Netzwerks. In der Umgebung des Kerns und Nebenkörpers erscheint das Plasma nicht vakuolär (Fig. II).

Die Teilung der Amoebe habe ich leider nur zweimal am lebenden Tier beobachten können, sie erfolgt, ähnlich wie bei anderen Amoeben[1]) als allmähliche Zerreißung in zwei Stücke. Das Verhalten des Kerns und Nebenkörpers bei der Teilung konnte ich bisher nicht vollständig ermitteln. In den beiden Fällen, in denen ich die Teilung beobachtete, besaßen die Tiere schon zwei Kerne und zwei Nebenkörper. Nun habe ich aber unter den konservierten Amoeben solche, die schon zwei Nebenkörper auf entgegengesetzten Seiten des Kerns aufweisen; hieraus dürfte folgen, daß die Teilung des Nebenkörpers vor der des Kerns erfolgt. In den betreffenden Amoeben zeigten die Kerne bereits Veränderungen, die auf eine mitotische Kernteilung hinwiesen. Näheres wird hierüber in meiner ausführlichen Arbeit mitgeteilt werden. — Je größer die Amoeben werden, desto größer werden auch die Kerne und Nebenkörper, doch überflügelt zuletzt der Nebenkörper den Kern bedeutend im Wachstum. Die größten Amoeben, die ich beobachtet habe (90 μ Durchmesser) zeigten einen Nebenkörper von doppelter Größe als der Kern; auch hatte er seine Struktur verändert. Die Differenzierung in Mittelstück und Seitenteilen war verschwunden, und der ganze Körper erschien als Kugel mit netziger Struktur; in den Knotenpunkten des Maschenwerks befanden sich größere kugelige Körner (etwa 1 μ groß), die bei der Heidenhainschen Centrosomenfärbung (Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin) tiefschwarz gefärbt wurden. Wenn die Nebenkörper diese Struktur zeigen, befinden sich die Amoeben häufig schon im Beginn der Encystierung.

II. Der Cystenzustand.

Das erste Anzeichen für den Beginn der Encystierung besteht darin, daß der vakuoläre Bau des Entoplasmas zurückgebildet wird. Die Nahrungsreste werden ausgestoßen, die Pseudo-

[1]) Vergl. Schaudinn, Über Kernteilung usw. bei Amoeba crystalligera Gruber. Sitzungsber. d. Kgl. Preußischen Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1894, S. 1029.

podien eingezogen, die Tiere runden sich ab; sie nehmen Kugelgestalt oder mehr unregelmäßig abgerundete Formen an; das Plasma wird dichter und stärker lichtbrechend, was durch das Auftreten kleiner glänzender Körnchen (dotterartige Reservestoffe) in demselben bedingt ist. Die ausgeschiedenen Nahrungsreste bleiben auf der Oberfläche des Weichkörpers liegen und werden mit andern umherliegenden Fremdkörpern durch eine gallertige Schicht zu einer Detritushülle verbunden. Unter dieser Hülle wird dann eine zweite doppelt konturierte Membran auf der Oberfläche des Weichkörpers gebildet. Die Undurchsichtigkeit des Plasmas in der Cyste und die mehr oder weniger dichte Umhüllung mit Fremdkörpern machte es unmöglich, das Verhalten des Kerns und Nebenkörpers am lebenden Tier zu verfolgen. Doch habe ich die Hauptstadien der Schwärmerentwicklung an konservierten und gefärbten Cysten so häufig verfolgt, daß die Entstehung der Flagellaten durch Teilung des Cysteninhalts als sicher gelten kann. Die Möglichkeit, daß die Schwärmer eingedrungene Schmarotzer sein könnten, ist auch ohne Kenntnis der Vorgänge in der Cyste von der Hand zu weisen, weil erstens die Flagellaten dieselben merkwürdigen Kernverhältnisse (Nebenkörper) aufweisen und zweitens die Umwandlung der Flagellaten in Amoeben direkt beobachtet werden konnte.

Die Zeit vom Beginn der Encystierung bis zum Ausschlüpfen der Flagellaten währt 12 bis 36 Stunden. Die an Serien von konservierten und gefärbten Cysten ermittelte Entwicklung der Flagellaten ist kurz folgende.

1. Stadium: Teilung des Nebenkörpers (Fig. III).

In den Cysten, die kurz nach der Ausbildung der Cyste konserviert waren, fand sich der Kern noch unverändert, der Nebenkörper war entweder noch in der Einzahl vorhanden oder bereits in zahlreiche Teilstücke zerfallen. Leider vermag ich Sicheres über die Art seiner Teilung nicht anzugeben. Das Vorhandensein zahlreicher hantelförmiger Teilstücke dürfte darauf hinweisen, daß eine Vermehrung derselben durch Zweiteilung erfolgt. Sicher ist jedenfalls, daß die Teilung des Nebenkörpers vor der des Kerns erfolgt.

2. Stadium: Teilung des Kerns (Fig. IV).

Über den Modus der Kernteilung habe ich ebenfalls noch nichts Sicheres ermitteln können, obwohl ich bereits 65 Cysten untersucht habe; sie scheint aber sehr schnell zu erfolgen (vielleicht auf multiple Weise?). Das Resultat der Kernvermehrung zeigt Fig. IV, wo bereits zahlreiche kleine Kerne vorhanden sind. Je einer derselben hat sich zu je einem Nebenkörper begeben und demselben dicht angelegt. Die kleinen Kerne zeigen ebenso wie die Mutterkerne den bläschenförmigen Bau.

3. Stadium: Teilung des Plasmas (Fig. V).

Das Plasma hat sich etwas von der Cystenhülle zurückgezogen. Die Kerne mit ihren Nebenkörpern haben sich radiär angeordnet, und der Cysteninhalt ist ähnlich wie bei superfizieller Furchung in so viele radiäre Teilstücke zerfallen, als Kerne mit Nebenkörpern vorhanden waren. In den Teilstücken liegen die Kerne proximal, die Nebenkörper distal (Fig. V).

Auf diesem Stadium kann man den blastulaähnlichen Cysteninhalt schon an der lebenden Cyste erkennen. Nach kurzer Zeit geben die Teilstücke die radiäre Anordnung auf und liegen unregelmäßig in der Cyste durcheinander. Einzelne zeigen bereits langsame Bewegungen. Hierauf wird die Cystenwand an einer Stelle gesprengt, und die Schwärmer treten als kleine, wie es mir schien farblose, mit zwei Geißeln versehene Flagellaten heraus.

III. Der Flagellatenzustand.

Die Schwärmer, die zu Zeiten in ungeheuren Mengen auftraten, sind oval, seitlich etwas komprimiert und am Vorderende schräg abgestutzt oder etwas ausgebuchtet (Fig. VI). Vom Grunde dieser Ausbuchtung senkt sich ein nicht sehr scharf ausgeprägter, röhrenförmiger Schlund in das Innere etwa bis zur Mitte des Körpers; neben der Mundöffnung inserieren die beiden gleich langen Geißeln. Der Kern liegt im hintern Teil des Körpers, der Nebenkörper in der Richtung der Längsachse dicht vor ihm. Der erstere ist im Leben sehr blaß und kaum zu erkennen, der letztere sehr deutlich. Die jüngsten Flagellaten schienen mir noch farblos zu sein, später nehmen sie eine gelbliche und dann sogar eine braungelbe Färbung an, die, wie man bei ausgewachsenen etwa 12 μ großen Individuen deutlich erkennt, an zwei Chromatophoren gebunden ist. Dieselben stellen gekrümmte Platten dar und nehmen den größten Teil der Bauch- und Rückenseite ein. Sie liegen dicht unter der Oberfläche und lassen an beiden Seiten des Körpers nur einen schmalen Spalt frei. Pyrenoide sind nicht in ihnen vorhanden. Kern und Nebenkörper liegen in dem von ihnen freibleibenden Mittelteil des Körpers. Ob die Chromatophoren schon bei den die Cyste verlassenden Flagellaten als ungefärbte Platten vorhanden sind, vermochte ich bei der Kleinheit und Beweglichkeit der Schwärmer bisher nicht zu entscheiden. Die Oberfläche des Körpers weist nicht eine besondere differenzierte Hautschicht auf. Schon diese kurze Beschreibung zeigt, daß die Schwärmer von Paramoeba außerordentliche Ähnlichkeit mit gewissen lange bekannten Flagellaten aufweisen, nämlich mit den Angehörigen der Gattung Cryptomonas. Die Gestalt, der Schlund, die Geißeln, die Chromatophoren zeigen vollständige Übereinstimmung. Nur ein dem Nebenkörper vergleichbares Gebilde ist bei Cryptomonas nicht beobachtet; da dies aber ein wichtiger Bestandteil unserer Organismen ist und die Möglichkeit, daß er von den zahlreichen Beobachtern der Cryptomonas-Spezies übersehen sein könnte, wegen seiner Deutlichkeit ausgeschlossen ist, kann ich vorläufig die Flagellaten von Paramoeba nicht zu Cryptomonas stellen. Möglich ist es allerdings, daß von allen Beobachtern der Nebenkörper, der ja sehr scharf hervortritt, für den Kern gehalten und der sehr blasse und durch die Chromatophoren verdeckte Kern übersehen wurde. Doch ist dies vorläufig nur eine Vermutung. Bei Chilomonas paramaecium Stein, die von vielen Forschern nur für eine farblose Varietät von Cryptomonas ovata gehalten wird, finde ich ein dem Nebenkörper ähnliches Gebilde nicht, doch werde ich in nächster Zeit diese Frage noch weiter verfolgen, besonders untersuchen, ob Chilomonas vielleicht auch Amoebenzustände besitzt.

Bei den Flagellaten von Paramoeba ist der von den Chromatophoren frei gelassene Raum in der Mitte des Körpers häufig dicht mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt. Bei Anwendung der Jodreaktion erwiesen sich dieselben als Stärke (Fig. VI*a*). Am dichtesten waren sie in der Nähe des Nebenkörpers gedrängt, und wenn nur wenige Amylumkörner vorhanden waren, befanden sie sich stets auf der Oberfläche oder in der nächsten Umgebung des Nebenkörpers. Dieser Umstand legte die Vermutung nahe, daß der letztere ein dem Pyrenoid der Chlamydomonadinen und anderer Flagellaten vergleichbares Gebilde sei. Leider sind aber die Amylumkerne der Flagellaten, besonders ihr Verhalten bei der Teilung, so wenig genau untersucht, daß ein Vergleich aus diesem Grunde vorläufig unmöglich ist. Gegen die Auffassung des Nebenkörpers als Pyrenoid dürfte geltend gemacht werden können, daß dieses Gebilde hier nicht, wie gewöhnlich, in Verbindung mit den Chromatophoren steht und daß bei dieser Auffassung seine Bedeutung im Amoebenzustand vollständig rätselhaft bliebe. Übrigens will ich noch besonders betonen, daß kein Bestandteil des Nebenkörpers selbst, auch nicht seine blasse Hülle,

sich bei Jodbehandlung blau färbt; die Stärkekörner liegen stets außerhalb des hellen Hofes, der den Nebenkörper umgibt (Fig. VI und VII). Bei einem Vergleich mit den Amylumkernen der Flagellaten wird von besonderer Wichtigkeit das Verhalten bei der Kernteilung sein, das, wie ich nunmehr in Kürze zeigen will, bei unserm Nebenkörper sehr merkwürdig ist.

Die Vermehrung der Paramoeba-Flagellaten erfolgt, wie bereits anfangs erwähnt wurde, durch Längsteilung. Auf die genaue Schilderung der Körperteilung, die in ganz ähnlicher Weise wie bei der Chilomonas erfolgt, kann ich hier nicht eingehen. Nur das Verhalten des Kerns und Nebenkörpers sei an der Hand der Fig. VII—XII erläutert. Im ruhenden Zustand besitzt der Kern kuglige Gestalt (Fig. VII); er zeigt deutlich die Netzstruktur mit den Chromatinkörnchen in den Knotenpunkten des Maschenwerks, im Zentrum liegt gewöhnlich der stark färbbare Binnenkörper. Der vor dem Kern gelegene Nebenkörper besitzt kuglige oder wurstförmige Gestalt und läßt stets zwei differente Bestandteile unterscheiden, einen stark lichtbrechenden körnigen, der sich mit Eisenhämatoxylin stark färbt, und einen blassen, nicht färbbaren. Die Lage der beiden Teile zueinander ist sehr wechselnd; sehr häufig findet sich das in Fig. VII dargestellte Verhalten, wo der farblose Teil in einer dellenartigen Vertiefung des gefärbten liegt, so daß der letztere im optischen Durchschnitt wie geteilt erscheint. Der helle Hof um den Nebenkörper ist stets deutlich zu erkennen.

Das erste Anzeichen für den Beginn der Längsteilung ist eine Streckung des Nebenkörpers (Fig. VIII); er nimmt Spindel- oder besser Hantelform an; die beiden Pole der Spindel werden von färbbaren, das Mittelstück von den nicht färbbaren Bestandteilen gebildet. Beim Beginn der Spindelbildung des Nebenkörpers befindet sich der Kern noch in Ruhe, dann tritt aber auch er in Vorbereitung zur Teilung ein, die auf mitotische Weise erfolgt. Der Binnenkörper verschwindet und die Kernsubstanz erscheint als gleichmäßig feinkörnige Masse; zugleich bemerkt man, daß der Kern seine Gestalt verändert hat; er rückt (Fig. IX) mit einem breiten Fortsatz gegen das Mittelstück der Nebenkörperspindel vor und umfließt dasselbe allmählich. Erwähnt sei, daß die Nebenkörperspindel schon während dieser Vorgänge genau auf der späteren Teilungsebene des Körpers senkrecht steht. In Fig. X ist die Kernsubstanz bereits ganz um die Spindel herumgeflossen und umgibt sie ringförmig. Nun fangen die kleinen Chromosomen an, sich um die Mitte der Nebenkörperspindel anzusammeln und sich zu einer in der späteren Teilungsebene des Kerns gelegenen Äquatorialplatte (*Kp*) anzuordnen. Fig. XI zeigt die fertige Kernspindel; die Pole der Nebenkörperspindel liegen an den Polen der Kernspindel. Eine sehr zarte, feinstreifige Struktur deutet an, daß die Chromosomen mit den Polkörpern durch Fäden in Verbindung stehen. Fig. XII zeigt, daß die Äquatorialplatte in zwei Tochterplatten zerteilt ist, die sich mit ihren Polkörpern bzw. Nebenkörpern schon weit voneinander entfernt haben. Die Längsteilung des Körpers hat bereits begonnen. Nach der Durchschnürung des Muttertiers nimmt der Kern jedes Tochtertiers wieder bläschenförmige Struktur an und rückt an das Hinterende.

Die Details der hier nur angedeuteten Kernteilung werden in meiner ausführlichen Abhandlung mitgeteilt werden. Die hier gegebene Schilderung genügt aber doch, wie ich glaube, um auf die große Übereinstimmung in dem Verhalten des Nebenkörpers mit der Bildung der Herrmannschen Zentralspindel bei den Metazoenzellen hinzuweisen. Ob aber diese Ähnlichkeit genügt, um daraus auf eine Homologie des Nebenkörpers mit den Sphären der Metazoen zu schließen, will ich hier nicht entscheiden. Daß außerdem das Verhalten gegen Farbstoffe übereinstimmt, ist schon erwähnt worden.

Nachdem ich auf die Beziehungen des Nebenkörpers zu den Pyrenoiden und zu den

Sphären hingewiesen habe, bleibt noch eine dritte Möglichkeit übrig, nämlich eine Homologisierung mit den Nebenkernen der Infusorien. Doch scheint mir dieselbe vorläufig ebenso unwahrscheinlich, wie die Auffassung des Nebenkörpers als Pyrenoid. Zum mindesten müßte man das Verhalten des Nebenkörpers bei einer etwaigen Kopulation der Flagellaten kennen, um ihn mit den Nebenkernen der Infusorien vergleichen zu können. Schließlich scheint mir die Idee, daß der Nebenkörper Beziehungen zu allen drei Gebilden (Pyrenoiden, Sphären, Nebenkernen) haben könnte, nicht zu absurd, um ausgesprochen zu werden. Ich kann mir vorstellen, daß durch Differenzierung nach verschiedenen Richtungen aus nebenkörperähnlichen Gebilden sowohl Pyrenoide, als Sphären, als Nebenkerne hervorgegangen seien. Doch ist eine Diskussion dieser Frage bei unsern geringen Kenntnissen der Protozoen-Stammesgeschichte vorläufig noch unmöglich.

Die Umwandlung der Paramoeba-Flagellaten erfolgt, nachdem sie ihre Geißeln und Chromatophoren rückgebildet haben.

Sie sinken auf den Boden, nehmen allmählich kuglige Gestalt an und entwickeln Pseudopodien. Bisweilen sind auch Reste der Chromatophoren in den kleinen Amoeben wahrzunehmen. Die Kerne und Nebenkörper erleiden bei der Umwandlung der Flagellaten keine Veränderungen. Mit der Erreichung des Amoebenzustands ist der Zeugungskreis der Paramoeba eilhardi geschlossen.

Ohne hier auf die Literatur einzugehen und die systematische Bedeutung der geschilderten Entwicklung eingehend zu würdigen, was später ausführlich geschehen soll, will ich nur erwähnen, daß der Zeugungskreis einer Amoebe mit einem Flagellaten nur eine Bestätigung des von den meisten Autoren angenommenen innigen Zusammenhangs dieser beiden Protozoengruppen ist. Diese Annahme basierte bisher auf dem Vorkommen von Amoeben mit Geißeln (Mastigamoeba F. E. Schulze) und auf der Fähigkeit zahlreicher Flagellaten, Pseudopodien zu entwickeln. Doch sind schon ähnliche Beziehungen zwischen rhizopoden- und flagellatenartigen Organismen vor meinen Beobachtungen nachgewiesen worden. Protomonas amyli und Pseudospora besitzen nach den Angaben von Klebs[1]) eine sich selbständig vermehrende Flagellatengeneration. Bei weiterm Studium der Flagellaten werden sich sicher noch weitere derartige Übergangsformen auffinden lassen.

---

[1]) Klebs, Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. Bd. 55, S. 280.

Über die Copulation von Actinophrys sol Ehrbg.

Die Conjugation der Infusorien ist häufig Gegenstand genauer Untersuchung gewesen, und die im Innern des Weichkörpers sich abspielenden Vorgänge sind durch die berühmten Arbeiten von Gruber, Balbiani, Buetschli, Maupas und Hertwig genau bekannt geworden. Es zeigte sich, daß die bei Infusorien entdeckten Kernveränderungen von der größten Bedeutung für die allgemeine Befruchtungslehre waren; es ist sogar die Conjugation der Infusorien von manchen Autoren[1]) direkt Befruchtung genannt worden, jedenfalls gilt sie allgemein als eine Vorstufe der Metazoenbefruchtung. In anderen Protozoengruppen sind die Kernverhältnisse bei der in vielen Fällen bereits beobachteten Verschmelzung fast ganz unbekannt geblieben. Nur bei Gregarinen (Monocystis) ist durch die gründliche Untersuchung von Wolters[2]) Kernverschmelzung, also Copulation festgestellt worden.

In der niedrigsten Protozoengruppe, den Rhizopoden, findet sich die Conjugation bei vielen Formen, doch ist noch in keinem Falle die Verschmelzung der Kerne beobachtet worden.

Verworn[3]), der die Conjugation von Difflugien genauer untersuchte, gibt zwar an, bisweilen nebenkernähnliche Bildungen beobachtet zu haben und glaubt hieraus schließen zu dürfen, daß bei diesen Rhizopoden sich ähnliche Vorgänge, wie bei der Infusorienconjugation abspielen. Doch konnte er wegen des ungünstigen Objekts keine völlige Klarheit über diese Prozesse erlangen, und daher blieb der Vergleich mit den Infusorien nur eine Vermutung.

Rhumbler[4]) und ich[5]) haben auch verschmolzene Difflugien in Schnitte zerlegt und mit neueren Färbemethoden behandelt, aber keine Nebenkerne nachweisen können. Wir kommen unabhängig voneinander zu dem Schluß, daß die Nebenkerne Verworns durch irgendwelche Stoffwechselprodukte oder aufgenommene Fremdkörper vorgetäuscht worden sind. Kernverschmelzungen konnten wir aber beide weder hier noch bei verschiedenen anderen Rhizopoden (Centropyxis, Cyphoderia, div. Heliozoen, Foraminiferen) nachweisen. Auch Johnson[6], der die Verschmelzung von Actinosphaerium auf Schnittserien studiert hat, konnte in keinem Stadium Kernveränderungen oder Verschmelzungen bemerken, die Kerne befanden sich stets in Ruhe; er faßte daher die Vereinigung dieser Rhizopoden als einfache Plasmaverschmelzung,

[1]) Z. B. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. S. 212.
[2]) M. Wolters, Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen in: Arch. mikr. Anat. 1891. Bd. 37. S. 99.
[3]) Verworn, Biologische Protisten-Studien II in: Zeitschr. für wiss. Zool. 1890. Bd. 50. S. 443.
[4]) Rhumbler, Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden III—V in: Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895. Bd. 61. S. 71—79.
[5]) Schaudinn, Über Plastogamie bei Foraminiferen in: Sitz.-Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1895. Heft 12.
[6]) Johnson, The Plastogamy of Actinosphaerium in: Journ. of Morph. 1894. V. 9. p. 269—276.

„Plastogamie“, auf. Die von mir[1]) bei Foraminiferen beobachtete Verschmelzung kann ich vorläufig auch nur für Plastogamie halten.

Das massenhafte Auftreten von Actinophrys sol Ehrbg. in Süßwasseraquarien des Berliner Zoologischen Instituts gab mir Veranlassung, bei dieser außerordentlich günstigen Form die häufig erfolgende Verschmelzung genau zu verfolgen. Es ergab sich das interessante Resultat, daß die Kerne der vereinigten Individuen nur bei Beginn der Encystierung imstande sind, zu verschmelzen, und daß vorher, wie bei der Befruchtung der Metazoen, die Kernsubstanz in beiden Zellen durch mitotische Teilung und Ausstoßung der einen Teilhälfte in Gestalt eines Richtungskörpers auf die Hälfte reduziert wird. Dieser Prozeß verläuft in so schematisch einfacher Weise, daß er bei der Fülle des Materials mit Hilfe der Deckglasmethode wiederholt leicht zu verfolgen war, auch die Anfertigung von Dauerpräparaten aller Stadien machte wenig Schwierigkeiten. Die Deckgläser, die auf den Boden der Aquarien gelegt wurden, bedeckten sich oft schon in einem Tage mit vielen Hunderten von Heliozoen in allen möglichen Stadien der Encystierung; die Cysten blieben auch bei der Fixierung, die mit heißem Sublimatalkohol erfolgte, und bei der Färbung haften. Als schönste und deutlichste Kernfärbung bewährte sich die Behandlung mit Eisenoxydammoniak und Hämatoxylin nach Benda-Heidenhain, die ich schon wiederholt für verschiedene Protozoen zur Total- wie Schnittfärbung empfohlen habe.

Im folgenden sollen meine Resultate über die Copulation von Actinophrys nur ganz in Kürze mitgeteilt werden; ausführlich werden meine gesamten Beobachtungen über Bau und Fortpflanzung dieses Heliozoons in Verbindung mit Studien über einige andere Heliozoen mitgeteilt werden, mit denen ich mich augenblicklich noch beschäftige.

Actinophrys sol ist so oft und so gut untersucht worden, daß ihr Aussehen und allgemeiner Bau als bekannt vorausgesetzt werden darf. Was diese Form für die Untersuchung besonders günstig macht, ist ihre Durchsichtigkeit und Lebenszähigkeit; sie kann tagelang in der feuchten Kammer unter dem Deckglas lebend erhalten werden. Wie bekannt, zeigt Actinophrys ein grobvacuoläres Ektoplasma, das ohne scharfe Grenze in das dichtere, feinvacuoläre Entoplasma übergeht. Im Zentrum des letzteren liegt der stets in der Einzahl vorhandene Kern; derselbe zeigt im Zustand der Ruhe eine feinnetzige Linienstruktur mit eingestreuten kleinen Chromatinpartikeln. Unter der deutlich doppelt konturierten Membran befindet sich eine Lage größerer kugeliger Binnenkörper, die sich Farbstoffen gegenüber wie das Chromatin verhalten. Die Pseudopodien sind mit stark lichtbrechenden Achsenfäden versehen, die durch das Ekto- und Entoplasma bis zur Oberfläche des Kerns zu verfolgen sind, wo sie der Membran mit einer kleinen fußplattenartigen Verbreiterung aufsitzen. Man kann sie mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Färbung schön distinkt schwarz färben (Fig. I).

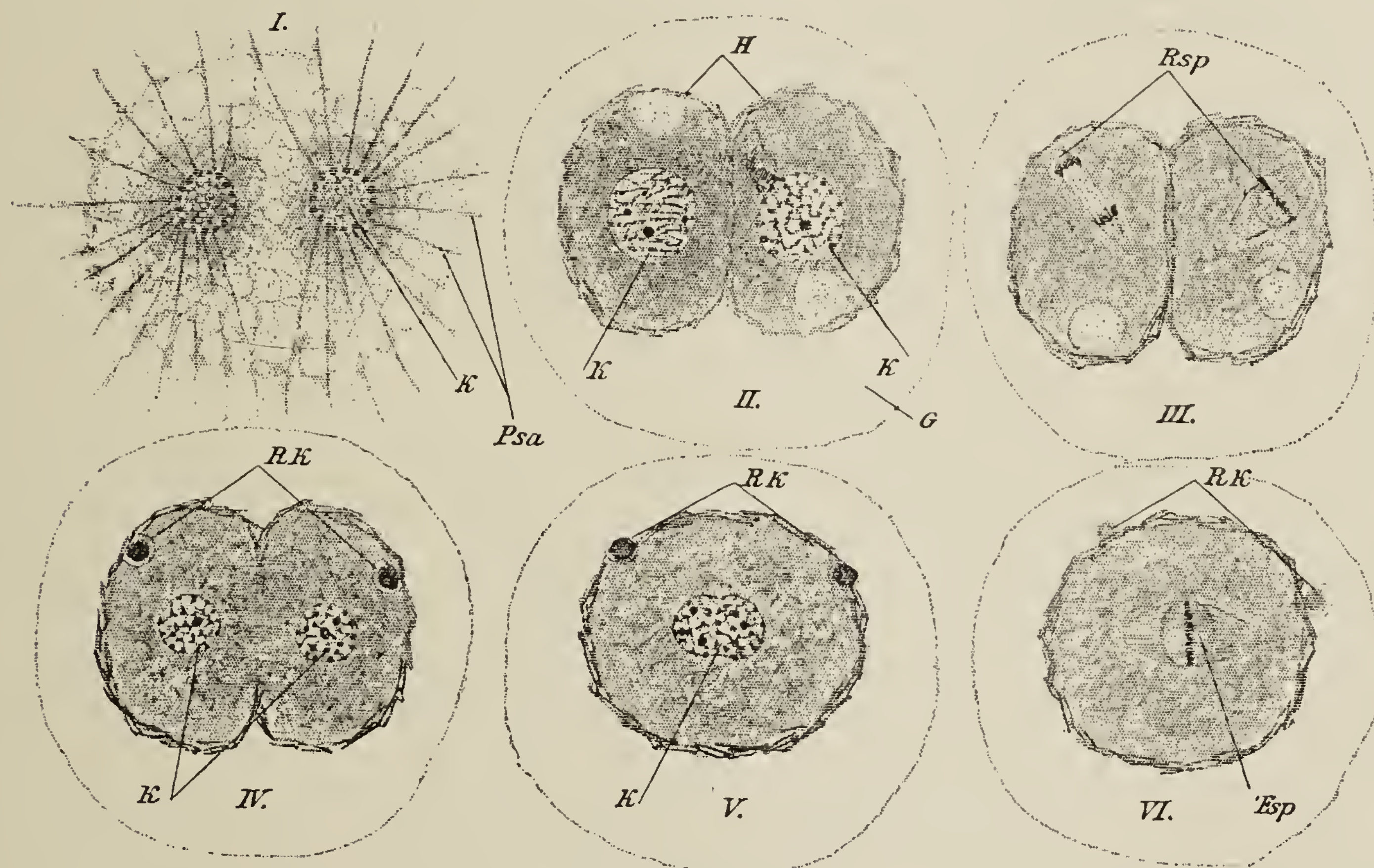
Actinophrys vermehrt sich durch Zweiteilung. Vor dem Beginn der Körperteilung, die mit Kernteilung verbunden ist, werden stets die Pseudopodien eingezogen und die Achsenfäden derselben rückgebildet; sie lösen sich ganz auf, und ihre Substanz ist nur noch als stärker lichtbrechende, mit Eisenhämatoxylin stark färbbare, den Kern umgebende Zone zu erkennen. Nach dieser Vorbereitung teilt sich der Kern mitotisch, in sehr ähnlicher Weise, wie die Kerne von Actinophaerium, die von R. Hertwig[2]) und Brauer[3]) genau untersucht sind. Die Kernmembran bleibt erhalten, es werden Polplatten und Protoplasmakegel gebildet; die Äquatorial-

[1]) A. a. O.

[2]) R. Hertwig, Die Kernteilung von Actinosphaerium Eichhorni. Jena 1884.

[3]) Brauer, Über die Encystierung von Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg. in: Zeitschr. für wissensch. Zool. 1894, Bd. 58. S. 189.

platte enthält sehr zahlreiche, kurz stäbchenförmige Chromosomen, die schon vor ihrer Anordnung zur Platte die Spaltung zeigen. Ein wichtiger Unterschied von Actinosphaerium zeigt sich darin, daß hier bei Beginn der Kernteilung ein typisches Knäuelstadium, wie bei Euglypha, gebildet wird. Centrosomen konnte ich auf keinem Stadium mit der Heidenhainschen Färbung nachweisen (auf die Einzelheiten werde ich in meiner ausführlichen Mitteilung eingehen). Nach beendeter Kernteilung erfolgt die Durchschnürung des Körpers, worauf die Teilstücke wieder



Figurenerklärung.
Alle Figuren stellen Stadien der Copulation von Actinophrys sol Ehrbg. dar; sie sind nach Präparaten gezeichnet die mit Sublimatalkohol fixiert und mit Eisenoxydammoniak-Hämatoxylin nach Benda-Heidenhain gefärbt waren Vergr. etwa $\frac{850}{1}$. Fig. I zwei copulierte freischwimmende Individuen; K = Kern; Psa = Pseudopodienachsen. Fig. II Beginn der Encystierung; G = Gallerthülle; H = innere Cystenhülle; K = Kerne, die in der Knäuelbildung begriffen sind. Fig. III Bildung der Richtungsspindeln (*Rsp*). Fig. IV Bildung der Richtungskörper (*RK*), die reduzierten Kerne (K) liegen schon zentral in ihren Zellen, Beginn der Zellverschmelzung. Fig. V Kernverschmelzung (K); die Richtungskörper durchwandern die Cystenhülle. Fig. VI Ausbildung der Teilungs- oder besser Furchungsspindel (*Tsp*), die Richtungskörper, die bereits außerhalb der Cystenhülle liegen, werden rückgebildet, sie haben schon ihre starke Färbbarkeit verloren. — Alle Figuren sind mit dem Winkelschen Zeichenapparat entworfen.

Pseudopodien bilden. Da die mit Kernteilung verbundene Körperteilung stets bei eingezogenen Pseudopodien stattfindet, glaube ich, daß niemand vor mir dieselbe beobachtet hat, weil alle Autoren ihre Teilungsstadien mit strahlenden Pseudopodien abbilden. Alle haben nur das Wiederauseinandertreten zweier schon vorher plastogamisch verbundener Individuen beobachtet, das sehr häufig erfolgt und bei dem die Pseudopodienachsen erhalten bleiben.

Bevor ich zur Besprechung der Copulation schreite, muß ich noch kurz die Encystierung solitärer Individuen beschreiben. Dieselbe ist schon von Cienkowsky[1]) ziemlich richtig erkannt worden, wenn er natürlich auch die Kerne noch nicht berücksichtigt hat.

[1]) Cienkowsky, Beiträge zur Kenntnis der Monaden in: Arch. mikr. Anat. 1865. Bd. 1. S. 227.

Beim Beginn der Encystierung ziehen die Tiere ihre Pseudopodien ein und scheiden zugleich eine dicke, wasserhelle Gallerthülle aus. Die Achsenfäden werden wie bei der Teilung rückgebildet. Unter der Gallerthülle wird auf der Oberfläche des Weichkörpers eine zweite, dünnere, zähflüssige und stark lichtbrechende Hülle abgeschieden. Zugleich verdichtet sich das Plasma, die Vacuolen verschwinden, der Weichkörper sieht feinkörnig aus. Nur die pulsierende Vacuole verschwindet noch nicht, sie setzt ihr langsamer werdendes Spiel noch eine Weile fort.

Durch die Rückbildung des vacuolären Baues wird der Durchmesser der Tiere bedeutend kleiner, die vorher glatte Membran auf der Oberfläche des Weichkörpers wird hierbei in zahlreiche Falten und Fältchen geschlagen. Hierauf teilt sich der im Zentrum des Körpers gelegene Kern auf mitotische Weise, und die Cyste zerfällt in zwei Tochtercysten, die sich abrunden, ihre Hülle vervollständigen und im Innern dotterartige Körner bilden. Einige Male habe ich eine Teilung der Tochtercysten beobachtet, gewöhnlich gingen aber schon die aus der ersten Teilung hervorgegangenen Cysten in den Ruhestand über. Der Weichkörper zog sich von der gefalteten Hülle zurück und bildete auf seiner Oberfläche eine zweite glatte, harte und sehr undurchlässige Membran. In diesem Zustande verharrten die Cysten einige Tage, worauf ein kleines, einkerniges Heliozoon herausschlüpfte.

Die Copulation der frei schwimmenden Tiere ist schon vielfach beobachtet worden. Es können 2—30 und mehr Individuen verschmelzen, doch sind sie im frei beweglichen Zustande, solange Pseudopodien vorhanden sind, stets nur plastogamisch verbunden, d. h. die Kerne verschmelzen nicht. Wie Fig. I zeigt, ist nur das Ektoplasma verschmolzen. Die Karyogamie findet erst bei Beginn der Encystierung statt, wie schon zu Anfang erwähnt wurde; es verschmelzen immer nur die Kerne je zweier Individuen miteinander, so daß bei der Encystierung größerer Kolonien in einer gemeinsamen Gallerthülle Gruppen von copulierenden Paaren sich finden.

Fig. I zeigt zwei frei schwimmende, verschmolzene Individuen, die Pseudopodienachsen fehlen auf den einander zugewandten Seiten der Kerne, und jeder Kern ist mit einer gesonderten Entoplasmazone umgeben. Bei der Encystierung sinken die Doppeltiere auf den Boden und umgeben sich unter Einziehung der Pseudopodien, wie die solitären Individuen, mit einer Gallerthülle (Fig. II). Innerhalb der gemeinsamen, wie mir schien, von den Pseudopodien gebildeten Hülle sondert nun jedes Individuum eine besondere Membran auf seiner Oberfläche ab, die sich wie bei der Encystierung des einzelnen Tieres in zahlreiche Falten legt (Fig. II *H*).

Die kleinen Falten erscheinen im optischen Durchschnitt (Fig. II) wie unregelmäßig durcheinander gelagerte tangentiale Stäbchen. Nach diesen Vorbereitungen schicken sich die vorläufig noch zentral gelegenen Kerne zur mitotischen Kernteilung an, die häufig in beiden Zellen gleichzeitig erfolgt; in anderen Fällen kann aber der eine Kern dem anderen auch sehr in der Entwickelung vorauseilen. In Fig. II ist der rechte Kern im Beginn der Knäuelbildung, während der linke hierin schon weiter fortgeschritten ist. Mit dem Beginn der Spindelbildung rücken beide Kerne aus dem Zentrum der Zellen an die Oberfläche und stellen sich senkrecht zu derselben mit der Längsachse der Spindel ein (Fig. III). Die Spitze des distalen Protoplasmakegels liegt unmittelbar der Cystenhülle an. Fig. III zeigt die beiden Richtungsspindeln in verschiedenen Stadien der Ausbildung; in der rechten befinden sich die Chromosomen noch in der Äquatorialplatte vereinigt; man bemerkt die zu Polplatten verdickte Kernmembran. Sowohl innerhalb des Kerns wie der Protoplasmakegel macht sich eine deutliche Längsstreifung bemerkbar. In der linken Spindel sind bereits die Tochterplatten gebildet, die mit den Polplatten verschmolzen sind.

Nachdem die Kernhälften sich getrennt haben, rückt die proximale Hälfte in das Zentrum der Zelle und bildet sich zum ruhenden Kern um, indem die Netzstruktur wieder hergestellt wird. Die distale Hälfte wird, mit wenig Plasma umgeben, zu einer kleinen kugeligen Zelle mit stark färbbarem, als strukturloser Chromatinklumpen erscheinendem Kern und geht genau so wie die Richtungskörper der Metazoeneier allmählich zugrunde. Die Reduktionsspindeln nehmen bei Actinophrys nicht wie bei den Metazoeneiern eine bestimmte Lage zur späteren Teilungsebene der Zelle ein, sondern haben sehr wechselnde Stellung, weshalb der Name Richtungsspindel und Richtungskörper hier nicht zutrifft; ich empfehle die Namen Reduktionsspindel und Reduktionskörper für diese Bildungen bei Protozoen.

Das Endresultat der Reduktionskörperbildung liegt in Fig. IV vor; in beiden Zellen liegen die in Ruhe befindlichen Kerne im Zentrum, während die Reduktionskörper der Cystenmembran anliegen. Letztere ist in der Mitte zwischen beiden Zellen schon aufgelöst und die Weichkörper sind hier bereits vereinigt.

Die Verschmelzung der Zelleiber schreitet unter Auflösung der Scheidewand allmählich weiter vor und auch die Kerne nähern sich; sie legen sich schließlich aneinander und verschmelzen vollständig (Fig. V). Aus den beiden halbkugeligen Cysten ist eine größere kugelige geworden. Diese nunmehr einkernige Cyste verhält sich im weiteren ebenso wie die solitären Cysten; der Kern teilt sich mitotisch und es zerfällt die Cyste in zwei Tochtercysten, die sich (bisweilen nach nochmaliger Zweiteilung) in derselben Weise wie bei nichtkopulierten Tieren in Ruhecysten umbilden, aus denen nach einigen Tagen ein junges Heliozoon wieder ausschlüpft. Fig. VI zeigt die Ausbildung der Teilungs- oder vielleicht besser Furchungsspindel. Die Reductionskörper sind, obwohl schon blasser geworden, noch deutlich zu erkennen. Sie liegen schon außerhalb der Cystenhülle in der Gallerte; bei der Ausbildung der Ruhecysten sind sie gewöhnlich schon verschwunden. — Bisweilen, bei sehr kleinen Actinophrys, ging die Copulationscyste ohne vorherige Teilung direkt in den Ruhezustand über.

Die Einzelheiten der hier kurz geschilderten Copulation werden nach Vollendung meiner anderen Untersuchungen an Rhizopoden im Zusammenhang mit diesen mitgeteilt werden, und ich werde dann auch auf einen Vergleich mit der Conjugation der anderen Protozoen und der Befruchtung der Metazoen näher eingehen. Hier sei nur auf die große Übereinstimmung der hier besprochenen Vorgänge mit der Copulation der Gregarinen, wie sie von Wolters[1]) geschildert wird, hingewiesen, was vielleicht auf eine allgemeinere Verbreitung der Richtungskörperbildung auch innerhalb der Protozoen schließen läßt.

---

[1]) A. a. O. S. 102 ff.

Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage.

Mit Tafel V und VI.

Bei mehreren Heliozoen dringen bekanntlich die Achsenfäden der Pseudopodien oder Axopodien in den Weichkörper ein und lassen sich durch das grobkörnige Ektoplasma und das feingranulierte Entoplasma hindurch bis zum Zentrum der Zelle verfolgen, wo sie sich in einem stark lichtbrechenden Korn, dem sogenannten Zentralkorn, vereinigen. Dieses Zentralkorn ist durch seine starke Tinktionsfähigkeit mit verschiedenen Kernfarbstoffen ausgezeichnet. Bei einkernigen Formen hindert dasselbe mit seinem Strahlensystem den Kern daran, eine zentrale Lage einzunehmen; er liegt daher stets exzentrisch, wenn auch noch im Entoplasma.

Der Entdecker des Zentralkorns ist Grenacher;[1]) er fand bei Acanthocystis viridis Ehrbg. im Zentrum des Tieres einen „hellen Hohlraum" (das Entoplasma) und in der Mitte desselben ein glänzendes Korn, von dem allseits feine Strahlen ausgingen. Den Zusammenhang dieser Strahlen mit den Axopodien nachzuweisen gelang ihm zwar nicht, doch vermutete er ihn bereits. Greeff[2]) erkannte schon diese Verbindung, doch hat erst F. E. Schulze[3]) bei der nahe verwandten Raphidiophrys pallida das Verhalten des Zentralkörpers richtig aufgefaßt, besonders die exzentrische Lage des Kerns und die organische Natur der Pseudopodienstrahlen festgestellt. Ähnlich verhält sich nach den Angaben dieses Forschers Actinolophus. R. Hertwig[4]) hat später die Beobachtungen F. E. Schulzes bei mehreren Formen bestätigt. Auch hat Penard[5]) bei verschiedenen Heliozoen Zentralkörner mit Strahlung gefunden. Zu den Formen, bei denen bisher das Zentralkorn gefunden wurde, kann ich nach eigenen Beobachtungen noch Heterophrys und Sphaerastrum hinzufügen.

Über die Bedeutung des Zentralkorns lagen meines Wissens bisher noch keine sicheren Beobachtungen vor. Die Tinktionsfähigkeit desselben und die große Ähnlichkeit seiner Strahlung mit den Centrosphären der Metazoenzellen legte die Vermutung nahe, daß es einem Centrosom entspreche, und dieser Gedanke wurde bereits 1892 von Bütschli[6]) ausgesprochen. Auf der

---

[1]) Grenacher, Bemerkungen über Acanthocystis viridis Ehrbg. Z. wiss. Zool. 1869. Bd. 19. S. 289.

[2]) Greeff, in S.B. Niederrh. Ges. Natur- u. Heilkunde. Bonn, 1871 und Arch. mikr. Anat. 1869. Bd. 5. S. 487.

[3]) F. E. Schulze, Rhizopodenstudien II. Arch. mikr. Anat. 1874. Bd. 10. S. 377.

[4]) R. Hertwig, Studien über Rhizopoden. Jena, Zeitschr. Naturw. 1877. Bd. 11. S. 331.

[5]) Penard, Heliozoen der Umgebung von Wiesbaden. Jahrb. Nassau. Ver. Naturk. 1890, Bd. 43.

[6]) Bütschli, Über die sog. Zentralkörper der Zelle usw. Verh. Naturh. Med. Ver. Heidelberg. 1887. (N. F.) Bd. 4. S. 535.

Versammlung der Zoologischen Gesellschaft im Jahre 1894 demonstrierte dann Heider[1]) Schnitte durch Raphidiophrys, und es betonte bei dieser Gelegenheit auch F. E. Schulze die Ähnlichkeit des Zentralkorns mit dem Centrosoma. Endlich hat R. Hertwig bei Gelegenheit einer Arbeit von Sassaki[2]) über Gymnosphaera albida, ein marines Heliozoon, dieselbe Vermutung ausgesprochen. Sassaki ist bisher der Einzige, der feststellen konnte, daß der Teilung des Tieres eine Teilung des Zentralkorns vorausgehe, doch ist Gymnosphaera, die er untersuchte, vielkernig, und es kann daher die Entscheidung über eine Homologisierung des Zentralkorns mit dem Centrosoma bei dieser Form nicht getroffen werden, vielmehr muß man das Verhalten des Zentralkorns während der Kernteilung bei einer einkernigen Form feststellen, wie bereits F. E. Schulze und Hertwig betont haben. Dies hatte ich mir zur Aufgabe gestellt, und ich will hier in Kürze über meine Resultate berichten.

Als Untersuchungsmaterial diente 1) Acanthocystis turfacea Cart., die wegen ihrer Größe gut geschnitten werden kann; 2) Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser, besonders geeignet für Totalpräparate; 3) Acanthocystis myriospina Penard, die sich ganz vorzüglich für die Beobachtungen am lebenden Tier eignet; ebenso schön war eine Sphaerastrum sp. aus der Adria bei Rovigno und Heterophrys sp. aus dem Müggelsee bei Berlin; endlich wurden einzelne wichtige Stadien der zu schildernden Entwicklung auch bei Raphidiophrys pallida F. E. Schulze erhalten.

Die Heliozoen wurden in flachen Glasgefäßen, die reich mit kleinen Organismen belebt waren, gezüchtet. Auf den Boden dieser Gefäße legte ich Deckgläser, auf welche die Heliozoen niedersanken und sich festhefteten; sie wurden dann mit den Deckgläsern konserviert und gefärbt, die großen Formen (A. turfacea, Raphid. pallida) wurden mit Pipetten herausgefangen. Zur Beobachtung im Leben benutzte ich mein Mikroaquarium[3]), in dem ich Kulturen der Heliozoen mit gutem Erfolge anlegte. Um mir die Stelle, an der sich ein wichtiges Stadium befand, zu merken, benutzte ich anfangs kleine Tröpfchen schwarzen Lacks, später beobachtete ich auf einem Seibertschen beweglichen Objekttisch mit Nonius. Diese vorzügliche Einrichtung ermöglichte es, die gewünschten Stadien im Mikroaquarium zu konservieren und stets wiederzufinden, so daß eine Kontrolle des am lebenden Tier Gesehenen an demselben Individuum nach der Konservierung und Färbung stattfinden konnte.

Als bestes Konservierungsmittel erwies sich heißer Sublimatalkohol (zwei Teile konzentrierte wässrige Sublimatlösung auf einen Teil Alkohol. absol.). Die Strahlung blieb recht gut erhalten, ebenso die Kernstruktur. Die Färbung gelang ausgezeichnet mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Tinktion; bei den kleineren Formen, die am Deckglas festgeklebt waren, ergab auch die Totalfärbung mit dieser Methode gute Resultate; größere Formen wurden in Schnittserien zerlegt. Außerdem wurden verschiedene Kernfärbemittel, besonders Brasilin und Thionin verwendet.

Bei den kleineren Formen, wie Acanthocystis aculeata, A. myriospina, Sphaerastrum kann man die Strahlung und das Zentralkorn sowie den Kern außerordentlich gut am lebenden Tier erkennen; auch die im Folgenden zu schildernden Vorgänge, die sich am Kern und Zentralkörper abspielen, sind verhältnismäßig leicht zu beobachten, doch ist natürlich Kontrolle am konservierten Objekt notwendig.

---

[1]) Heider, Verh. D. Zool. Gesellsch. 1894. S. 94.

[2]) Sassaki, Untersuchungen über Gymnosphaera albida, eine neue marine Heliozoe. Jena, Zeitschrift Naturw. 1893. Bd. 28, S. 50.

[3]) Schaudinn, Ein Mikroaquarium usw. Z. wiss. Mikrosk. 1894. Bd. 9. S. 326.

Bei den erwähnten Heliozoen habe ich das Verhalten des Zentralkorns bei der Teilung sowohl als bei der Knospung beobachtet. Da sich alle untersuchten Formen hierin bis auf kleine Variationen gleich verhalten, will ich hier nur die Vorgänge bei einer Form besprechen und zwar bei Acanthocystis aculeata.

Bei dieser Spezies, die mir in reichster Menge zu Gebote stand, habe ich die ganze Entwicklung am häufigsten im Leben verfolgen können.

Wie schon R. Hertwig (l. c.[4]), Seite 128) in seiner ausgezeichneten Untersuchung dieser Form nachgewiesen hat, findet sich außer der Zweiteilung auch Knospung und Schwärmerbildung; ich kann diese Beobachtungen vollständig bestätigen, sie gelten auch für die anderen Arten.

1. Die Teilung.

Im ruhenden Zustand bemerkt man am lebenden Tier im Zentrum das ziemlich stark lichtbrechende Zentralkorn, als ca. 2—3 μ großes Kügelchen. Während ich bei dieser Form keinerlei Struktur an dem Zentralkorn erkennen konnte, erwies sich bei Sphaerastrum dasselbe schon im Leben deutlich granuliert. Hier ist es noch größer (ca. 5 μ), aber etwas weniger lichtbrechend. Am konservierten Tier erschien es deutlich wabig strukturiert (Fig. 2); mit starken Vergrößerungen glaube ich auch am lebenden Tier feine Verbindungsbrücken der Körner, die dasselbe enthält, beobachtet zu haben. Während bei Acanthocystis das ganze Zentralkorn bei Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung schwarz tingiert ist, sind es bei Sphaerastrum nur die Knotenpunkte des Wabenwerks; die Ähnlichkeit mit den Zentralkörpern der Echinodermen ist augenfällig.

Nicht überall sind die Zentralkörner so groß wie bei diesen beiden Formen; bei Acanthocystis myriospina erreichen sie kaum den Durchmesser eines μ; doch machen sich hierin auch bei den einzelnen Individuen derselben Art Unterschiede bemerkbar.

Am lebenden Tier lassen sich die Strahlen deutlich von dem Zentralkorn bis in die Pseudopodien hinein auch durch das grobkörnige Ectoplasma hindurch verfolgen (Fig. 1). Am konservierten Tier ist dies nur selten möglich, weil die Achsenfäden nur innerhalb des feingranulierten Entoplasmas ihren geraden Verlauf beibehalten; beim Eintritt in das Ectoplasma sind sie spiralig zusammengezogen (Fig. 2), vielleicht weil das Ectoplasma lockerer angeordnet ist und daher leichter die Kontraktion zuließ als das dichtere Entoplasma. Letzteres erscheint nur bei schwächerer Vergrößerung granuliert, bei stärkerer löst sich die Körnelung in das Bild eines feinen Maschenwerks auf. Die Struktur desselben ist wabig im Sinne Bütschlis, was besonders deutlich an Schnitten (Fig. 2 u. 3) hervortritt. Zwischen den Strahlen sind die Alveolen des Wabenwerks in Längsreihen angeordnet, und das Bild hat die größte Ähnlichkeit mit der Strahlung, die Bütschli[1]) und Lauterborn[2]) bei Diatomeen beschrieben haben; auch von Erlanger[3]) beobachtete in neuester Zeit einen wabigen Bau der Sphären bei Metazoen. Um das Zentralkorn macht sich eine etwas stärker lichtbrechende und leichter färbbare Zone bemerkbar (Fig. 2 u. 3), die von einem Kreis kleiner, stärker färbbarer Körnchen begrenzt wird. Auch Sassaki fand bei Gymnosphaera eine ähnliche Bildung (l. c.[2]), Seite 129). Sie erinnert sehr an die „Archoplasmakugel“ Boveris oder die Attraktionssphäre van Benedens. Am lebenden Tier erscheint diese Zone als heller Hof. — Der stets exzentrisch gelegene Kern zeigt bläschen-

---

[1]) Bütschli, l. c. 6, S. 128.

[3]) Lauterkorn, Über Bau und Kernteilung der Diatomeen. Verh. Naturh. Med. Ver. Heidelberg. 1893.

[3]) von Erlanger, Zur Befruchtung des Ascariseies usw. Zool. Anz. 1896. Bd. 19, S. 136—139.

förmigen Bau, d. h. in einer hellen Blase macht sich ein stärker lichtbrechender Kernkörper bemerkbar. Letzterer zeigt im Leben eine feine alveoläre Struktur (wabig). Am konservierten und gefärbten Tier erkennt man, daß der Kernkörper ein Pseudonucleolus ist, er enthält nämlich nur Chromatin in den Knotenpunkten des Lininwabenwerks: die peripheren Teile des Kerns sind chromatinfrei (Fig. 2). Unter der deutlichen Kernmembran bildet das Linin eine Alveolarschicht. Während bei den meisten Formen der Pseudonucleolus kuglig oder oval ist, zeigt er bei ausgebildeten Tieren von Acanthocystis turfacea andere Gestalt; hier ist er ganz unregelmäßig bandförmig oder auch verästelt. Interessanter Weise macht sich ein Einfluß der Zentralkornstrahlung auf denselben auch bei erhaltener Kernmembran geltend, er ist nämlich in zahlreiche radiär zum Zentralkorn gerichtete Spitzen ausgezogen (Fig. 3).

Der Beginn der Teilung des Tieres macht sich äußerlich dadurch bemerkbar, daß die Pseudopodien eingezogen werden. Wenn man in einer Kultur, in der die meisten Tiere ihre Pseudopodien ausgestreckt haben, eins mit eingezogenen Pseudopodien findet, kann man meistens darauf rechnen, daß die Kernteilung bald beginnt. Die Pseudopodien werden erst wieder nach der Teilung des Tieres ausgestreckt; während der Kernteilung lassen sich die Strahlen nur bis zur Grenze des Ento- und Ectoplasmas verfolgen. Die ersten Veränderungen im Innern des Tieres spielen sich gewöhnlich am Kern ab, doch habe ich auch beobachtet, daß zuerst das Zentralkorn sich teilte, während der Kern sich noch in Ruhe befand. Fig. 4 zeigt ein Stadium, wo bereits das Zentralkorn sich hantelförmig in die Länge gestreckt hat und auch der Kern in das Knäuelstadium getreten ist. In diesem Zustand verharrt das Zentralkorn oft recht lange, während die vollständige Durchschnürung dann plötzlich beginnt und sehr schnell (in wenigen Minuten) vollendet ist. Wenn die Zentralkörper mit ihren Sphären schon weit auseinander gerückt sind, macht sich noch ein feiner, stark lichtbrechender Verbindungsfaden zwischen ihnen bemerkbar, welcher vielleicht als Zentralspindel aufgefaßt werden kann (Fig. 5).

An der Knäuelbildung des Kerns beteiligt sich, wie Fig. 4 zeigt, nur der chromatinhaltige Pseudonucleolus; der Alveolarsaum des Linins bleibt noch eine zeitlang erhalten. Wenn der Chromatinfaden sich zu segmentieren beginnt, macht sich schon die Längsspaltung desselben bemerkbar; er zerfällt dann in zahlreiche sehr kleine, stäbchenförmige Chromosomen. Das Endresultat dieses Prozesses stellt Fig. 5 dar; an Stelle des Pseudonucleolus liegen im zentralen Teil ziemlich dicht gehäuft die kleinen, bereits zweiteiligen Chromosomen.

Die Zelle beginnt schon sich in die Länge zu strecken, wenn die Zentralkörner noch durch den dünnen Verbindungsfaden zusammenhängen, und zwar in der Richtung, in der die Zentralkörper auseinander weichen. Während dessen rückt der Kern aus seiner exzentrischen Lage nach der Mitte der Zelle vor in einer Richtung, die auf dem Verbindungsfaden der Zentralkörner senkrecht steht. Sobald der letztere durchgerissen ist, befindet sich gewöhnlich auch der Kern genau in der Mitte zwischen den beiden Zentralkörnern. Fig. 6 zeigt ein solches Stadium. Die Kernmembran ist noch deutlich erkennbar; von den Zentralkörnern gehen die Strahlen bis zur Membran; das Linin des Kerns hat bereits eine parallelstreifige Struktur angenommen, und die Chromosomen fangen an, sich in der Mitte zur Äquatorialplatte anzuordnen. Hiernach beteiligt sich auch das Linin des Kerns an der Spindelbildung. Bald darauf ist die Kernmembran verschwunden (Fig. 7); die Chromosomen liegen alle in der Äquatorialebene, eine kreisrunde Platte bildend. Zentral- und Mantelfasern sind an der Spindel nicht zu unterscheiden. Nach der Spaltung der Chromosomen rücken die beiden Tochterplatten auseinander (Fig. 8). Zwischen ihnen ist die Streifung deutlich. In Fig. 9 hat die Rekonstruktion der Tochterkerne bereits begonnen, sie befinden sich im Stadium des Tochterknäuels; die Ver-

bindungsfäden zwischen ihnen nehmen nicht mehr einen geraden Verlauf, sondern sind etwas geschlängelt, sie bilden zusammen eine sanduhrförmige Figur, in deren Mitte sich eine dunklere und stärker färbbare Platte befindet, die als Zwischenplatte (Strasburger) aufgefaßt werden kann; sie bezeichnet die Ebene, in der die Durchschnürung der Zelle erfolgt. — Auf die Details der hier geschilderten Kernteilung werde ich in meiner ausführlichen Arbeit eingehen; aus dieser kurzen Schilderung wird aber, wie ich glaube, klar sein, daß die Kernteilung bei den untersuchten Heliozoen im wesentlichen in derselben Weise wie die typische Mitose der Metazoenzellen verläuft und daß das Zentralkorn dem Centrosoma der Metazoenzellen entspricht.

2. Die Knospung.

R. Hertwig (l. c.[4]), Seite 128) beobachtete bei Acanthocystis zweikernige Individuen, außerdem fand er hantelförmige Kerne und schloß hieraus auf direkte Kernteilung; doch glaubte er, daß der Kern sich auch bei der Teilung des Tieres direkt durchschnürt. Daß diese Vermutung nicht richtig war, haben wir erfahren; für die Teilung ist die mitotische Kernteilung charakteristisch. Die Beobachtung Hertwigs kann ich trotzdem bestätigen; der Kern teilt sich auch direkt, doch nur bei der Knospung. — Während bei der Teilung die Pseudopodien eingezogen wurden, ist dies bei der Knospung nicht der Fall, was sich dadurch erklärt, daß sich das Centrosom, wie ich nun statt Centralkorn sagen kann, nicht an der Kernvermehrung beteiligt. Die direkte Kernteilung kann man ebenso gut wie die mitotische am lebenden Tier verfolgen. Der Pseudonucleolus streckt sich in die Länge, wird hantelförmig (Fig. 10) und schnürt sich durch, worauf der ganze Kern durchgeschnürt wird. Fig. 11 zeigt ein solches zweikerniges Individuum. Die Kerne können sich noch wiederholt direkt teilen, es entstehen so mehrkernige Individuen, doch ist stets nur ein Centrosom vorhanden. Während ein Kern im Tier verbleibt, rückt der andere (oder die anderen) an die Oberfläche, wobei er etwas feinkörniges Entoplasma mitnimmt; er wird dort von grobkörnigem Ectoplasma umhüllt, wölbt mit seinem Plasma allmählich die aus tangentialen und radiären Nadeln bestehende Kieselschale buckelartig hervor (Fig. 12) und schnürt sich schließlich als kuglige Knospe ganz von dem Muttertiere ab, indem tangentiale Nadeln zwischen seiner Oberfläche und der des Muttertieres abgelagert werden. Der ganze Prozeß vom Beginn der Kerndurchschnürung bis zur Ablösung der Knospe dauert 2—4 Stunden. Dasselbe Tier kann sehr zahlreiche Knospen produzieren (ich zählte bis zu 24), die häufig noch einige Zeit mit dem Muttertier vereint bleiben und so große Kolonien bilden. Fig. 13 zeigt ein Individuum, von dem sich bereits zwei Knospen abgeschnürt haben, während eine dritte soeben im Begriff ist, es zu tun und der Kern sich schon wieder zur Teilung anschickt.

Von besonderem Interesse ist es, daß die beiden Teilstücke, in die der Kern zerfällt, nicht immer gleich groß sind, sondern daß der Teil, welcher zum Knospenkern wird, sehr viel kleiner sein kann als der im Muttertier verbleibende: also eine Art von Kernknospung.

Häufig habe ich beobachtet, daß ein Tier, nachdem es zahlreiche Knospen entwickelt hatte, sich teilte. Der Kern ist also imstande, nachdem er sich wiederholt direkt geteilt hat, sich mitotisch zu vermehren. Fig. 14 zeigt ein Individuum mit sechs Knospen, dessen Kern sich im Dyasterstadium befindet. Aus dieser Fähigkeit erklärt sich auch der Umstand, daß man in Kolonien oft mehrere Individuen mit Zentralkörnern findet. Alle diese Tiere mit Zentralkörnern sind durch Teilung entstanden, während sie vorher und nachher Knospen entwickelten. Fig. 16 zeigt eine derartige Kolonie mit zwei Individuen, die Centrosomen enthalten; man kann sich dieses Bild als ein Produkt des auf Fig. 14 gezeichneten Stadiums vorstellen.

Bekanntlich vertreten vom Rath und H. E. Ziegler[1]) die Ansicht, daß sich direkte Kernteilung nur bei Zellen findet, die dem Untergang geweiht sind. Für Metazoen mag dies gelten, für Protozoen gilt es nach dem eben Mitgeteilten als allgemeines Gesetz nicht. Nicht nur bei Heliozoen liefert die direkte Kernvermehrung fortpflanzungsfähige Individuen, sondern auch bei Foraminiferen[2]) und Amoeben. Bei Amoeba crystalligera habe ich 28 Generationen aus drei Individuen gezogen und immer nur die von mir[3]) früher beschriebene Art der direkten Kernteilung gefunden. Dies geschah in der Weise, daß ich drei Amoeben herausfing und sie auf ein Deckglas brachte, das reich mit Diatomeen und anderen kleinen Organismen, welche den Amoeben als Nahrung dienen konnten, besetzt war; dieses Deckglas wurde in ein größeres Gefäß mit filtriertem Seewasser gebracht; nachdem sich die Amoeben so vermehrt hatten, daß das ganze Deckglas mit vielen Hunderten bedeckt war, wurden wieder wenige Tiere von dieser Kultur auf einem anderen ebenso vorbereiteten Deckglas isoliert. Das erste Deckglas wurde konserviert und die Amoeben auf Kernteilungsstadien durchmustert. In derselben Weise verfuhr ich 28mal, und es wurden stets nur Stadien der direkten Kernteilung gefunden.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu den Knospen der Heliozoen zurück. Die ausgebildete Knospe enthält im Zentrum den Kern, der ebenso gebaut ist wie beim Muttertier. Um denselben befindet sich eine schmale Zone hellen Entoplasmas, das feinwabige Struktur zeigt, und eine breitere Schicht grobkörnigen Ektoplasmas. Die Kieselhülle besteht meist nur aus tangentialen Nadeln, nur hier und dort macht sich eine radiäre Nadel bemerkbar; die letzteren scheinen bei der Hervorwölbung der Knospe abzufallen. Ein Centrosom ist nicht zu finden, wie es ja nach der Art der Entstehung zu erwarten war, ebensowenig bemerkt man etwas von einer Strahlung im Plasma, auch werden keine Pseudopodien ausgesandt. Letzteres wurde auch von Hertwig (l. c.[4]), Seite 128) betont. Das weitere Verhalten der Knospen ist nun bei den einzelnen Individuen verschieden; im einfachsten Falle löst sich die Knospe mit ihrer Kieselhülle ganz vom Muttertier los und fällt zu Boden, wo sie einige Tage in Ruhe verharrt, in anderen Fällen kann ihr Kern sich wiederholt direkt teilen und sich eine Anzahl Tochterknospen entwickeln. Drittens kann die Knospe ihre Hülle verlassen, zwei Geißeln bilden (Fig. 17) und sich träge eine Strecke weiter bewegen, doch setzt sie sich gewöhnlich bald fest und wird amöboid, indem sie einige kurze, stumpfe Pseudopodien entwickelt (Fig. 18). Die Ausbildung langer Pseudopodien mit Achsenfäden habe ich nie beobachtet. Nach einem oder zwei Tagen rundet sich die Amoebe kuglig ab und beginnt im Innern in der Umgebung des Kerns kleine Kieselnadeln abzuscheiden, die dann an die Oberfläche rücken und sich ihr tangential auflagern. Die radiären Nadeln werden erst viel später, aber ebenfalls in der Nähe des Kerns gebildet. Nicht immer entwickelt die Knospe beim Verlassen der Hülle die Geißeln, sondern sie kann auch als kleine Amoebe auswandern. Wenn der Kern der Knospe sich vorher noch wiederholt geteilt hat, so wandern nicht selten mehrere kleine Amoeben aus der Hülle hervor, ein Fall, der auch von R. Hertwig (l. c.[4]), Seite 128) beobachtet und als Brutbildung bezeichnet worden ist. Zwischen den hier geschilderten Vorgängen können noch verschiedene Übergänge vorkommen; so kann z. B. aus der noch nicht abgeschnürten Knospe schon der Weichkörper als Amoebe oder Schwärmer ausschlüpfen; oder eine Amoebe kann erst später zum Schwärmer

---

[1]) H. E. Ziegler und O. vom Rath, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt 1891. Bd. 11, S. 444; und vom Rath, Über den feineren Bau der Drüsenzellen usw. Z. wiss. Zool. 1895. Bd. 60, S. 1.

[2]) cf. Schaudinn, Über Plastogamie bei Foraminiferen. SB. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1895. S. 184.

[3]) Schaudinn, Über Kernteilung usw. bei Amoeba crystalligera Gruber. SB. Akad. Berlin. 1894. Bd. 38, S. 1029.

sich umbilden, doch sind dies alles nur Modifikationen desselben Vorgangs, nämlich der Knospung, die ihren Charakter durch die direkte Kernteilung erhält. Das Resultat all dieser Abarten der Knospung ist auch stets dasselbe, nämlich ein kleiner, kugliger Organismus mit zentral gelegenem, bläschenförmigen Kern und mit einer Kieselhülle, die sich aus stäbchenförmigen, tangential gelagerten Nadeln zusammensetzt (Fig. 16). Die Knospe nimmt nach der Ablösung vom Muttertier einige Tage keine Nahrung auf, weil sie überhaupt keine Pseudopodien entwickelt. Man kann aber beobachten, daß nach 3—4 Tagen die meisten stark lichtbrechenden Körner im Ektoplasma der Knospe, die sie vom Muttertier mitbekommen hatten, verschwunden sind, woraus man wohl schließen darf, daß sie Reservenahrung darstellten.

Bis zum vierten Tage habe ich keine Veränderungen an den jungen Tieren bemerkt, während am fünften Tage schon Pseudopodien ausgesandt wurden. Bei genauerer Untersuchung zeigte es sich, daß bereits im Zentrum das Zentralkorn mit seiner Strahlung in typischer Weise ausgebildet war und der Kern seine exzentrische Lage eingenommen hatte. Nur in seltenen Fällen war schon am vierten Tage das Zentralkorn mit Strahlung zu bemerken. Ich beobachtete nun am vierten Tage den ganzen Nachmittag über einige Knospen unausgesetzt mit einem starken Immersionssystem und konnte auch das erste Auftreten des Zentralkorns feststellen. Es entsteht im Kern. Leider vermag ich nicht zu sagen, ob es schon in dem Pseudonucleolus vorhanden ist oder sich vielleicht von ihm abspaltet; ich bemerkte es immer erst, wenn es als deutliches, stark lichtbrechendes Körperchen neben ihm lag. Es gelang mir mehrere Male, die Tiere in diesem Augenblick zu fixieren und zu färben; Fig. 19 ist nach einem solchen Präparat gezeichnet. Der Kern ist etwas aus seiner zentralen Lage herausgerückt und hat birnförmige Gestalt angenommen; der Pseudonucleolus liegt exzentrisch; im Zentrum der Zelle, aber noch innerhalb der Kernmembran, liegt das Zentralkorn; die Lininalveolen des Kerns sind um dasselbe herum radiär angeordnet. In diesem Zustand verharrt die Zelle mehrere Stunden, sichtbare Veränderungen finden nicht statt.

Das Heraustreten des Zentralkorns erfolgt dann ziemlich plötzlich, so daß ich in den meisten Fällen den richtigen Augenblick für die Beobachtung versäumt habe. Bisher ist es mir nur dreimal gelungen, den Vorgang am lebenden Tier zu verfolgen, zweimal bei Acanthocystis myriospina Penard und einmal bei Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser. Im letzteren Falle habe ich mit dem Okularmikrometer beobachtet und konnte sicher feststellen, daß nicht das Zentralkorn wandert, sondern der Kern. Zugleich mit dem Wegrücken des Kerns wird auch die Strahlung deutlich; es macht den Eindruck, als ob vom Zentralkorn die Strahlen langsam auswüchsen und dabei den Pseudonucleolus mit der Kernmembran fortschöben. Nach der Seite des Zentralkorns ist die Begrenzung des Kerns in den ersten zehn Minuten (die Zahl ist nur schätzungsweise angegeben, weil ich bei gespannter Aufmerksamkeit nicht nach der Uhr sehen konnte) undeutlich, nach dieser Zeit liegt der Kern bereits exzentrisch und die Strahlung ist vollständig ausgebildet. Fig. 20 zeigt das Bild des einzigen Präparats, das ich von diesem Stadium erhalten habe. Das Zentralkorn liegt gerade auf der Kerngrenze und zeigt schon eine kleine Strahlung. (NB. die hier geschilderten Beobachtungen sind nur bei intensivem künstlichen Licht [Auer-Licht] und bei starker Abblendung möglich.)

Während man bei diesen kleinen Heliozoen, die sehr durchsichtig sind, das Auftreten des Zentralkorns im Kern recht gut am lebenden Tier beobachten kann, ist dies bei der großen Acanthocystis turfacea leider nicht möglich, weil sie ohne Pressung zu dick für die Immersionssysteme ist. Dafür bietet sie aber den Vorteil, daß man ausgezeichnete Schnittpräparate von ihr anfertigen kann, und ich habe auch bei ihr das Zentralkorn im Kern gefunden. Es wurden

2—8 Tage alte Knospen in Schnittserien zerlegt, und es zeigte sich, daß hier das Verhältnis des Zentralkorns zum Kern etwas von den anderen Formen abweicht.

Am zweiten Tage war der Kern noch ebenso strukturiert wie bei den andern Heliozoenknospen, d. h. im Zentrum ein Pseudonucleolus umgeben von wabiger Lininschicht; am dritten Tage hatte sich das Chromatin in zahlreiche kuglige Teile zerlegt und an die Membran begeben, der zentrale Teil war chromatinfrei und mit wabigem Linin erfüllt. Nur im Zentrum machten sich einige kleine, nicht sehr deutliche dunklere Granulationen bemerkbar. Vielleicht war dies die erste Anlage des Zentralkorns. Am vierten Tage war schon das Zentralkorn vorhanden, es lag im Zentrum des Kerns, mit deutlicher Strahlung umgeben. Fig. 21 stellt den zentralen Teil eines Schnittes durch eine vier Tage alte Knospe von Acanthocystis turfacea dar. Man bemerkt im Zentrum des feinwabigen Entoplasmas den kugligen Kern, in dessen Mitte das mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Zentralkorn liegt, um dasselbe macht sich bereits eine kleine dunklere Sphäre bemerkbar, und die Strahlung ist deutlich bis zu den membranständigen Chromatinkörpern zu verfolgen, die alle in zentraler Richtung spitz ausgezogen sind.

Am fünften und sechsten Tage befanden sich die Knospen noch auf demselben Stadium, während am siebenten Tage das Centrosom schon außerhalb des Kerns lag. Zwischenstadien habe ich bei dieser Form bisher noch nicht auffinden können.

Bekanntlich war bisher nur in einem Falle das Auftreten des Centrosoms im Kern beobachtet worden und zwar von Brauer[1]) bei der Spermatogenese von Ascaris. Das Verhalten des Zentralkorns der Heliozoen ist die erste sichere Bestätigung der Angaben Brauers.

Nach meinen Beobachtungen an Actinophrys war ich bestrebt, auch bei den Heliozoen mit Zentralkorn etwas über die Encystierung und Kopulation zu ermitteln, doch ist es mir leider bisher noch nicht gelungen.

Ich fasse nun noch einmal die allgemeinen Resultate meiner Beobachtungen kurz zusammen:

1. Die mit einem Zentralkorn versehenen einkernigen Heliozoen pflanzen sich durch Teilung und durch Knospung fort.

2. Bei der Teilung erfolgt die Kernteilung auf typisch mitotische Weise, das Zentralkorn funktioniert hierbei als Centrosoma.

3. Bei der Knospung teilt sich der Kern direkt ohne Beteiligung des Centrosomas, die Knospe besitzt daher kein Zentralkorn.

4. Bei der Entwicklung der Knospe zum ausgebildeten Tier tritt das Zentralkorn zuerst im Kern auf und geht dann erst in das Plasma über.

5. Ein Kern, der sich direkt geteilt hat, ist noch imstande, sich mitotisch zu teilen; Teilung und Knospung können miteinander abwechseln.

Ohne hier auf die Bedeutung dieser Resultate für die Zellenlehre des Näheren einzugehen, möchte ich nur einige allgemeine Gesichtspunkte andeuten.

Das Vorkommen eines typischen Centrosoms in der niedersten Tierklasse, den Rhizopoden, weist darauf hin, daß man für eine Phylogenie des Centrosomas und der Mitose als Untersuchungsobjekte nicht nur die Metazoen, sondern vor allem die Protozoen wählen muß. Die Stammesgeschichte der Kernteilung hat sich innerhalb der Protozoengruppe abgespielt. Dies

---

[1]) Brauer, Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. mikr. Anat. 1893. Bd. 42. S. 153.

ist in neuerer Zeit wiederholt betont worden, und es liegen bereits Spekulationen über den Ursprung des Centrosomas bei den Protozoen vor.

Bütschli (l. c.[6]), Seite 128), war der Erste, welcher die Nebenkerne der Infusorien mit den Zentralkörpern der Metazoen verglich. Ihm sind dann R. Hertwig[1]) und Heidenhain[2]) gefolgt. Auf die Diskussion der Frage nach der Herkunft des Centrosomen in der Literatur kann ich hier nicht näher eingehen. Ich verweise auf die Literatur in dem übersichtlichen Referat, das v. Erlanger vor kurzem im Zool. Centralblatt gegeben hat (cf. Zool. Centralblatt, 1896, Nr. 8 u. 9). Das Auftreten eines typischen Centrosomas bei den Rhizopoden, einer phylogenetisch viel tiefer stehenden Gruppe als die Infusorien, macht die direkte Ableitung des Centrosomas von dem Nebenkern der Infusorien, wie es Heidenhain versucht hat, recht unwahrscheinlich, wohl aber kann man sich vorstellen, daß beide Bildungen auf denselben Ursprung zurückzuführen sind, nämlich auf einen zweiten Zellkern, der sich in der Stammesgeschichte nach verschiedenen Richtungen hin differenziert hat. Bei diesem Gedankengang müssen wir ein Stadium postulieren, in dem zwei Kerne gleichwertig nebeneinander lagen. Dieses Stadium ist vorhanden. Die Amoeba binucleata besitzt nach meinen[3]) Beobachtungen stets zwei Kerne, die sich ganz gleich, nicht nur in der Struktur, sondern auch in der Funktion verhalten. Sie teilen sich stets gleichzeitig und in derselben Weise, nämlich mitotisch, doch ist diese Mitose noch sehr primitiv. Eine weitere Etappe in der Entwicklung des einen Kerns zum Teilungsorgan kann die von mir[4]) beschriebene Paramoeba eilhardi darstellen. Während bei dieser Form das von mir als Nebenkörper beschriebene Gebilde im Amoebenzustand noch ganz kernähnlich ist [es hat fast dieselbe Struktur wie der Hauptkern, läßt färbbare und nicht färbbare Substanzen erkennen und zeigt noch insofern seine Selbständigkeit, als es sich bei der Encystierung zuerst allein teilt], funktioniert es im Flagellatenzustand bereits als Zentralspindel. Es streckt sich in die Länge und rückt in den Kern hinein. Die färbbare Substanz sammelt sich hierbei an den Polen der Spindel an. Von diesem Verhalten führt zu den Diatomeen nur ein Schritt. Durch die Untersuchungen Lauterborns (l. c.[2]), Seite 130) wurde festgestellt, daß die Zentralspindel eine Abgliederung des neben dem Kern gelegenen Zentralkörpers ist. Die erstere rückt in den Kern hinein und funktioniert wie die Zentralspindel bei den Paramoeba-Flagellaten. Ähnlich verhält sich vielleicht nach Ishikawas Beobachtungen Noctiluca. Die typischen Centrosomen wären hiernach phylogenetisch vielleicht als polare Abgliederungen eines der Zentralspindel der Diatomeen ähnlichen Gebildes aufzufassen.

Während wir von dem Nebenkörper der Paramoeba-Flagellaten über den Zentralkörper der Diatomeen zu den typischen Centrosomen gelangen, kann man den Nebenkörper des Amoebenzustandes als Ausgangspunkt für die Nebenkerne der Infusorien ansehen, wie ich bereits früher (l. c.[4]) angedeutet habe. Paramoeba oder ein ähnlicher Organismus wäre also die Stufe, auf der eine Scheidung in Nebenkern und Centrosoma eintrat.

Bekanntlich findet sich bei Flagellaten nach den Untersuchungen Blochmanns[5]) und Keutens[6]) ein Gebilde im Kern, das bei der Kernteilung ebenso wie der Nebenkörper bei den

---

[1]) R. Hertwig, Über Befruchtung und Konjugation. Verh. D. Zool. Ges. Berlin 1892, S. 95.
[2]) Heidenhain, Neue Untersuchungen usw. Arch. Mikr. Anat. 1894. Bd. 43, S. 680.
[3]) Schaudinn, Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. SB. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1895. S. 130.
[4]) Schaudinn, Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. SB. Akad. Berlin. 1896. II, S. 31.
[5]) Blochmann, Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl. 1894. Bd. 14, S.194—197.
[6]) Keuten, Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrbg. Z. wiss. Zool. 1895. Bd. 60. S. 215.

Paramoeba-Flagellaten als Zentralspindel funktioniert. Man kann sich vorstellen, daß ein dem Nebenkörper ähnliches Gebilde auf einer früheren Stufe in den Kern gerückt und zum sogenannten „Nucleolo-Centrosoma“ geworden sei. Im Hinblick auf diesen Gedankengang sind einige Experimente von Interesse, die ich mit Oxyrrhis marina, der einzigen Flagellate, die sich durch Querteilung fortpflanzt, angestellt habe. Diese Form besitzt ein „Nucleolo-Centrosoma“ im Zentrum des Kerns wie Euglena, der Kern ist schön wabig gebaut. (Dieses Verhalten habe ich in Gegensatz zu Keuten und in Übereinstimmung mit Bütschli auch bei Euglenen, die lebensfrisch waren, stets gefunden.) Bei der normalen Kernteilung streckt sich das „Nucleolo-Centrosoma“ in die Länge, die Alveolen ordnen sich parallel zu ihm in Längsreihen; nachdem er sich durchgeschnürt hat, teilen sich auch die Wabenreihen in der Äquatorialebene, ähnlich wie dies Lauterborn[1]) bei Ceratium beschrieben hat. Hält man die Flagellaten in stark verdünntem Seewasser, so wird das Nucleolo-Centrosom gegenüber dem chromatischen Teil des Kerns sehr groß und rückt nicht selten an die Oberfläche oder auch ganz aus dem Kern heraus. Bei dem Beginn der Kernteilung bildet dasselbe eine sehr große Spindel, während das Chromatin als winziger Ring den Äquator der Spindel umgibt; nach der Durchschnürung liegen die beiden Teilhälften des Nucleolo-Centrosoms neben der nicht geteilten Chromatinkugel. Das entgegengesetzte Verhalten konnte ich bei Kulturen in sehr stark salzhaltigem Meerwasser beobachten. Das Nucleolo-Centrosoma war ganz reduziert, und die Kernteilung besaß die größte Ähnlichkeit mit der bei Ceratium von Lauterborn beschriebenen. Das Nucleolo-Centrosoma befand sich als kleines Stäbchen zwischen den parallelen Wabenreihen des chromatischen Teils und wurde mit ihnen zugleich durchgeschnürt. Hiernach scheint es mir nicht unmöglich, daß der Kernteilungsmodus von Ceratium auf den bei Oxyrrhis beobachteten zurückzuführen sei, während es mir plausibel erscheint, daß das Nucleolo-Centrosoma der Flagellaten erst sekundär in den Kern hineingerückt ist.

Wie ist nun mit der hier vorgetragenen Ableitung des Centrosomas, deren Grundgedanke von Bütschli und R. Hertwig herrührt, das von Brauer und mir festgestellte Auftreten des Centrosomas im Kern zu vereinigen? Herr Prof. Bütschli hatte die Freundlichkeit, mich zuerst brieflich auf diese Schwierigkeit aufmerksam zu machen, und ich muß bekennen, daß ich nur einen, wenn auch etwas gezwungenen, Ausweg weiß. Man müßte das Auftreten des Centrosomas im Kern als eine Art endogene Kernvermehrung auffassen, wenn es sich nicht noch herausstellen sollte, daß bei der direkten Kernteilung ein kleiner Teil des Centrosomas in den Kern hineingewandert sei, wofür ich allerdings bei der Beobachtung durchaus keinen Anhaltspunkt hatte. Eine befriedigende Aufklärung aller dieser Fragen kann erst die fernere Untersuchung bringen, und ich möchte mich zum Schluß gegen die Auffassung verwahren, daß die hier vorgetragene Ableitung des Centrosomas ein festes phylogenetisches Gebäude sei. Darauf kann sie keinen Anspruch machen; für eine Phylogenie des Centrosomas sind, wie ich bereits früher betonte, unsere Kenntnisse von der Kernteilung der Protozoen noch viel zu lückenhaft. Ich hatte mit meinem Gedankengang nur die Absicht, die Wichtigkeit der Protozoen für die zukünftige Phylogenie der Kernteilungen klar zu machen und hauptsächlich innerhalb der Protozoen die Gruppen hervorzuheben, bei deren Untersuchung Aufklärung am ehesten zu erwarten ist. Genauer und mit ausführlicher Berücksichtigung der Literatur auf diese Fragen einzugehen verbot der enge Rahmen eines Vortrags; ich behalte mir dies für meine ausführliche Arbeit vor.

---

[1]) Lauterborn, Protozoenstudien I usw. Z. wiss. Zool. 1895. Bd. 59, S. 167.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V und VI.

Fig. 1. Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser nach dem Leben mit ausgestreckten Pseudopodien.

Fig. 2. Zentralkorn und Kern von Sphaerastrum sp. nach einem Schnitt.

Fig 3. Derselbe bei Acanthocystis turfacea Cart.

Fig. 4—9. Mitotische Kernteilung bei Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser, nach Präparaten.

Fig. 10—13. Direkte Kernteilung und Knospung bei Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser, nach Präparaten.

Fig. 14. Eine Acanthocystis aculeata mit sechs Knospen in Teilung begriffen, Kern im Dyasterstadium, nach einem Präparat.

Fig. 15. Kolonie von Acanthocystis aculeata; die zwei Individuen mit Zentralkorn sind aus der Teilung eines knospenbildenden Individuums hervorgegangen; nach einem Präparat.

Fig. 16. Abgelöste Knospe von Acanthocystis aculeata; Fig. 17. Schwärmer; Fig. 18. Amoebe; beide aus Knospen bei Acanthocystis aculeata hervorgegangen (nach Präparaten).

Fig. 19. Zentralkorn im Kern einer Knospe von Acanthocystis aculeata, nach Präparaten.

Fig. 20. Austritt des Zentralkorns aus dem Kern, nach Präparaten.

Fig. 21. Zentraler Teil eines Schnittes durch eine vier Tage alte Knospe von Acanthocystis turfacea Cart. Zentralkorn im Kern.

Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung.

Von allen parasitären Protozoen haben die Haemosporidien in neuester Zeit das größte Interesse erregt, selbst weit über die Kreise der Naturforscher hinaus. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß ein Vertreter dieser Gruppe eine immense praktische Bedeutung besitzt, weil er der anerkannte Erreger einer der verbreitetsten Infektionskrankheiten des Menschen, des Malariafiebers ist. Naturgemäß konzentrierte sich das Interesse zunächst auf diesen Parasiten und hat daher das Plasmodium malariae[1]) die meisten Untersucher gefunden. Nachdem die Entwicklung desselben im menschlichen Blute genauer bekannt geworden war, richtete sich das Hauptinteresse der Forscher auf die Frage, wie der Parasit in das Blut gelangt und wo er außerhalb des Menschen lebt. In jüngster Zeit drängten sich nun die Untersuchungen über diese Frage und schien eine fieberhafte Hast die Malariaforscher ergriffen zu haben, weil jeder bei der Lösung der rätselhaften Lebensgeschichte dieser Parasiten der erste sein wollte. Es sind daher in kurzer Zeit fast gleichzeitig eine Anzahl von Mitteilungen erschienen, welche das Malariaproblem seiner Lösung zugeführt haben.

Sei es nun, daß die Malariaforschung zu hastig arbeitete oder daß sie, weil in den Händen der Mediziner befindlich, nicht Gelegenheit hatte, die zoologische Forschung auf verwandten Gebieten zu berücksichtigen, Tatsache ist jedenfalls, daß dieselbe bisher in keiner Weise von den Untersuchungen und Resultaten bei nahe verwandten Organismen Notiz genommen hat, obwohl z. B. die Coccidien-Forschung das Ziel, dem die Malaria-Forschung soeben zueilt, schon erreicht hatte, als letztere noch ganz im Dunkeln tappte. Dies in Kürze nachzuweisen, ist der Zweck der folgenden Zeilen, ich will versuchen darzutun, daß die Coccidienforschung noch jetzt als Wegweiser und Vorbild der Haemosporidienforschung dienen kann. Ein Vergleich der beiden bisher zurückgelegten Forschungswege soll uns die außerordentliche Übereinstimmung der bereits ermittelten Tatsachen zeigen. Die Coccidienforschung mag hierbei als die ältere vorangehen.[2])

Seit der Entdeckung der Coccidien durch Vogel im Jahre 1845 haben sich zahlreiche Forscher mit dem Studium ihres Baues und ihrer Entwicklung beschäftigt. Am bekanntesten

---

[1]) Dies ist der älteste Name des Malariaerregers und daher nach den zoologischen Nomenklatur-Regeln der allein gültige.

[2]) Die nachfolgenden Angaben über die Coccidien stellen einen Auszug aus der Einleitung zu meiner ausführlichen Coccidienarbeit dar, welche demnächst in den zoologischen Jahrbüchern erscheint.

dürfte der in der Kaninchenleber vorkommende Vertreter der Gattung Coccidium, die als Typus der Gruppe dienen kann, das Cocc. oviforme sein. Diese bei dem Haustier der wissenschaftlichen Mediziner schmarotzenden Organismen, die gelegentlich auch beim Menschen gefunden werden, hatten wegen ihrer deletären Eigenschaften (sie können ganze Kaninchenzuchten zerstören) schon frühe die Aufmerksamkeit der Mediziner erregt und dieselben zu Untersuchungen veranlaßt.

Das Studium der pathologischen Veränderungen, welche die Coccidien in den von ihnen befallenen Geweben hervorrufen, zeigte, daß eine gewisse Ähnlichkeit dieser Bildungen mit den bösartigen Geschwülsten, wie Carcinom, Sarkom usw. vorliege und zeitigte die Idee, daß auch hier ähnliche Organismen als Erreger eine Rolle spielen könnten. Infolge dieses Gedankengangs wuchs die literarische Produktion in diesem Gebiete immens. Zur Förderung der exakten Coccidienforschung hat zwar diese lebhafte literarische Tätigkeit wenig oder gar nicht direkt beigetragen, wie überhaupt die Jagd nach den Geschwulsterregern zu den traurigsten Kapiteln der Protozoenforschung gehört, indessen hat sie doch das Verdienst, das Interesse an den Coccidien, diesen unscheinbaren, winzigen Organismen wachgehalten zu haben, und mag wohl gerade dieses unentwirrbare Chaos von falschen und unkritischen Beobachtungen in neuerer Zeit einer bedeutenden Zahl von Forschern die Veranlassung gegeben haben, durch exakte Untersuchungen an echten Coccidien, diesem Forschungsgebiet eine gesündere Basis zu geben. In medizinischen Kreisen schwand das Interesse an diesen Protozoen, seitdem in überzeugender Weise nachgewiesen war, daß in den bösartigen Geschwülsten keine Protozoen vorhanden sind und daß die als Coccidien gedeuteten Gebilde teils pathologisch veränderte Gewebszellen, teils Zerfallsprodukte derselben darstellen.

Ich kann hier nicht eine vollständige Übersicht der Coccidienliteratur geben und verweise auf die ziemlich erschöpfende Literaturzusammenstellung in der Coccidien-Monographie von Labbé[1]). Nur auf die wichtigsten Fortschritte, welche die Erkenntnis des Zeugungskreises dieser Protozoen gemacht hat, will ich in Kürze eingehen.

Als grundlegende Arbeit ist die Monographie von Kloß[2]) über die Coccidien der Helix-Niere anzusehen. Obwohl sie schon 1855 erschien, wurden doch bereits viele Organisationseigentümlichkeiten und auch ein großer Teil des Entwicklungszyklus auf Grund sorgfältiger Beobachtungen geschildert.

Einen wichtigen Beitrag lieferte Eimer[3]) durch die Entdeckung seiner Gregarina falciformis, bei welcher er zum ersten Male die endogene, direkte Entwicklung von sichelförmigen Sporen ohne vorherige Encystierung schilderte. Die Eimersche Form wurde später von Aimé Schneider zur Gattung Eimeria erhoben, nachdem ihre Angehörigkeit zur Gruppe der Coccidien erkannt war.

Alles was über die Coccidien des Kaninchens bis zum Jahre 1879 bekannt geworden war, wurde, um viele eigene Beobachtungen vermehrt, von Leuckart[4]) in seinem Parasitenwerk in klarer Weise zusammengestellt. Dieser Autor führte auch den Namen „Coccidia" für diese Protozoen, die man bisher meistens als Psorospermien bezeichnet hatte, ein und schilderte zum ersten Male im Zusammenhang den Entwicklungszyklus von Coccidium, wie er ihn sich vor-

---

[1]) Arch. Zool. expér. (3) Tom. 4, p. 517—654, 1897.
[2]) Abhdl. Senckenberg, Naturf. Ges. 1, S. 189—213, 1855.
[3]) Über die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere, Würzburg 1870.
[4]) Die Parasiten des Menschen usw. 2 Aufl. I. Bd. 1. Abt. Leipzig 1879—1886.

stellte. Nach seiner Auffassung encystiert sich das ausgebildete, intracelluläre Coccidium am Ende seines vegetativen Lebens und bildet innerhalb der Cyste eine Anzahl von Dauersporen, welche innerhalb ihrer festen Hülle die Sichelkeime entwickeln. In diesem Zustande wird die Cyste vom Wirtstier mit dem Kot entleert und dient dann zur Neuinfektion anderer Tiere, indem sie mit der Nahrung in den Darmkanal gelangt. Hier platzen infolge der Einwirkung der verdauenden Säfte die Sporenhüllen, die Eigenbewegung besitzenden Sichelkeime werden frei, dringen in die Epithelzellen ein und entwickeln sich hier zu den ausgebildeten Coccidien, welche zum Ausgangspunkt des geschilderten Zeugungskreises dienten.

Diese Vorstellung, die bald allgemeine Anerkennung fand, vermochte nicht die Masseninfektion zu erklären, welche man beim Kaninchen oft findet. Denn, wenn man auch annahm, daß selbst zahlreiche Cysten in den Darmkanal des infizierten Tieres gelangt wären, konnten diese, wie ein einfaches Rechenexempel lehrte, doch nicht genügen, um das Vorhandensein von geradezu ungeheuren Mengen von Coccidien im Darmepithel und in der Leber zu erklären.

Zur Lösung dieser Schwierigkeit brachte die ausgezeichnete Untersuchung der Kaninchen-Coccidien von R. Pfeiffer[1]), welche einen Wendepunkt und großen Fortschritt der Coccidienforschung bezeichnet, eine neue Idee. Dieser Forscher fand nämlich im Darmepithel des Kaninchens eine Coccidie mit ganz ähnlicher Fortpflanzung, d. h. Zerfall in viele Sichelkeime ohne Sporenbildung, wie sie Eimer[2]) bei der Eimeria falciformis des Mäusedarms beschrieben hatte und kam nun auf den genialen Gedanken, daß diese Form nur ein Entwicklungsstadium des bekannten Coccidium perforans sei. Die Eimeria-ähnliche Form sollte durch endogene „Schwärmersporen-Cysten“ die Verbreitung der Parasiten im Wirtstier, die sogenannte Autoinfektion bewirken, während die bisher bekannte Coccidium-Form durch exogene „Dauersporen-Cysten“ die Infektion anderer Individuen vermittelte.

L. Pfeiffer[3]) dehnte diese Theorie des Dimorphiciums in seinem Protozoen-Werk auf alle Coccidien aus und stellte verschiedene schon als besondere Spezies beschriebene Eimeria-Formen zu den entsprechenden Coccidien, welche aus denselben Wirtstieren bekannt waren.

Die Forscher, welche sich seither mit der Coccidien-Entwicklung beschäftigten, sind nun in zwei Lager geteilt. Die einen hielten an dem Leuckartschen Entwicklungsschema fest, faßten den Eimeria- und Coccidien-Zyklus als zwei getrennte, geschlossene Zeugungskreise auf und behandelten die beiden Formen als besondere Gattungen. Der Hauptvertreter dieser Anschauung war Aimé Schneider[4]), der sie sogar zum Ausgangspunkt seines Coccidiensystems machte, indem er in seiner Gruppe der Monosporeae die Eimeria-Formen allen andern Coccidien gegenüberstellte.

In neuester Zeit hat sich besonders Labbé[5]) dieser Auffassung angeschlossen und in einer Reihe von Arbeiten dieselbe durch neue Gründe zu stützen versucht; die Tatsache der Autoinfektion sucht dieser Forscher durch die Annahme der Vermehrung der Coccidien durch einfache Zweiteilung zu erklären, indessen ist der Nachweis diese Vorgangs bisher nicht erbracht worden; die angeblichen Teilungsstadien sind auf multiple Infektion derselben Epithelzelle zurückzuführen.

Der andere größere Teil der Coccidienforscher schloß sich der Pfeifferschen Theorie des Dimorphismus an, so Mingazzini, Podwissozky, Clarke und vor allem Schuberg.

---

[1]) Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Berlin 1892.

[2]) l. c.

[3]) Die Protozoen als Krankheitserreger. 2. Aufl. Jena 1891.

[4]) Bezüglich der zahlreichen Arbeiten Schneiders cf. Labbé, l. c.

[5]) l. c.

In der sorgfältigen Untersuchung Schubergs[1]) über die Coccidien des Mäusedarms findet sich zum ersten Male die Idee von einer geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien ausgesprochen. Schon vorher hatte Labbé[2]) bei Tritonen außer den gewöhnlichen Sichelkeimen der Eimeria-Form (von Labbé hier Pfeifferia genannt) abweichende, sehr kleine Sichelkeime, die er Mikrosporozoiten nannte, entdeckt. Auch Podwissozky[3]) hatte bei Coccidium oviforme die Bildung sehr winziger Kerne beobachtet. Schuberg fand solche kleinen abweichenden Sporozoiten nun auch bei der Eimeria falciformis, schilderte sie eingehend und machte auf ihre spezifische Natur und die Möglichkeit einer Geschlechtsfunktion aufmerksam, indem er daran dachte, daß diese Formen vielleicht eine Kopulation vermitteln möchten.

Labbé[4]) schloß sich in seiner Monographie der Auffassung Schubergs an, indessen nur für Pfeifferia, während er bei Klossia die wahre Natur der Mikrosporozoiten vollständig verkannte, indem er sie für pathologische Bildungen ansah.

Der wirkliche Nachweis der geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien wurde durch direkte Beobachtung der Befruchtung im Jahre 1897 durch Schaudinn[5]) und Siedlecki für zwei Coccidien des Tausendfußes (Lithobius forficatus), Adelea ovata und Coccidium schneideri erbracht und in dieser Arbeit zugleich bewiesen, daß die Eimeria-Formen mit den Coccidium-Formen durch den Geschlechtsakt zu einem Zeugungskreis verbunden sind, der sich durch den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel dokumentiert. Gleichzeitig und unabhängig kam Simond[6]) bei dem Kaninchen-Coccidium durch exakte Fütterungversuche zu einem ähnlichen Resultat; indessen hatte dieser Autor die Kopulation nicht direkt beobachtet und haben die von ihm als Kopulationsstadien gedeuteten Zustände nichts mit derselben zu tun. Die Mikrosporozoiten befruchten nicht, wie er annimmt, die andern Sichelkeime, sondern die ausgebildeten Coccidien.

Kurz nach dem Erscheinen unserer Publikation kam auch Léger[7]) bei den Coccidien des Lithobius, bei dem er schon vor uns ein echtes viersporiges Coccidium entdeckt hatte, zu dem Resultat, daß die Eimeria-Form nur ein Stadium der Coccidium-Form sei, ohne die geschlechtliche Fortpflanzung zu kennen, auf Grund von Fütterungsversuchen. Dies Resultat kann mit um so größerem Recht als sicher gelten, nachdem es von drei verschiedenen Seiten unabhängig gefunden war.

Seither sind unsere Beobachtungen bereits von verschiedenen Autoren (Siedlecki, Hagenmüller, Léger u. a.) bei mehreren Gattungen der Coccidien bestätigt worden, so daß man an der allgemeinen Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung innerhalb der Coccidien-Gruppe nicht mehr zweifeln kann. Da die Gattung Coccidium als Typus dieser Protozoen gelten kann, will ich ein Schema des gesamten Zeugungskreises für dieselbe hier entwerfen, wie es Siedleckis und meine Untersuchungen bei den Angehörigen der Gattung Coccidium, die im Lithobius leben, ergeben haben[8]) (cf. Schema I).

---

[1]) Verh. Naturh. med. Verein, Heidelberg, N. F., Bd. V, Heft 4, 1895.

[2]) l. c.

[3]) Bibl. med. Kassel. Abt. D. 2, 1895.

[4]) l. c.

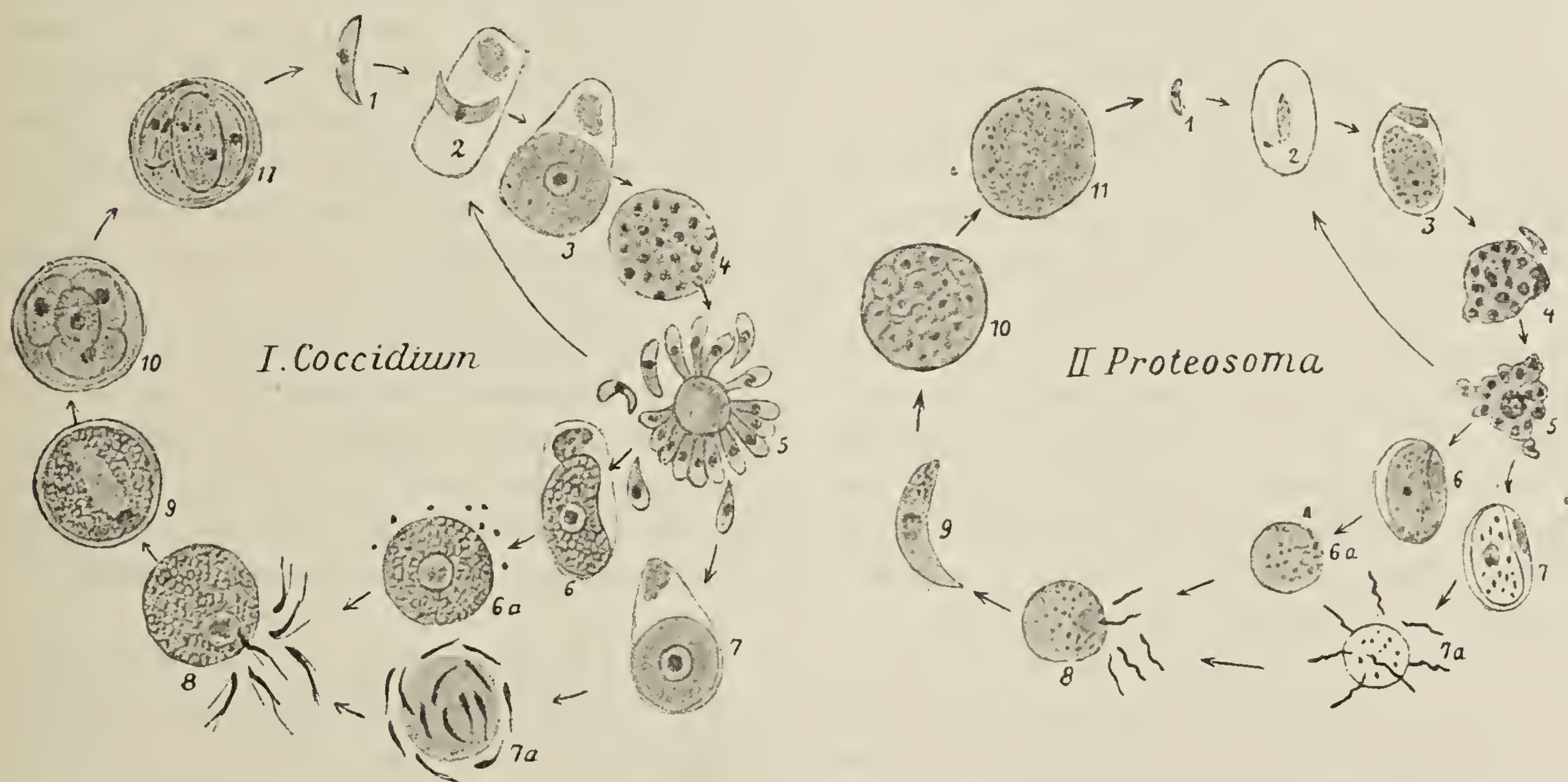
[5]) Verh. Deutsche Zool. Gesellsch., 7. Jahresversammlung, 1897, S. 192—203.

[6]) Ann. Inst. Pasteur; Tom. 11, p. 545—581, 1897.

[7]) C. R. Ac. Sc. Paris; Tom. 125, p. 51—52 und p. 966—969, 1897.

[8]) Bezüglich der Einzelheiten und der Literaturquellen verweise ich auf meine oben erwähnte ausführliche Arbeit in den Zoolog. Jahrbüchern.

Das jüngste Stadium unseres Parasiten, welches die Fähigkeit besitzt, durch Eindringen in eine Epithelzelle die Infektion zu vermitteln, ist ein sogenannter sichelförmiger Keim (Fig. 1). Er ist frei beweglich und zwar vermag er außer Knickbewegungen auch in gerader Linie wie eine Gregarine fortzugleiten. Am Vorderende besitzt er eine feine hyaline Spitze, welche ihm das Einbohren in die Wirtszellen erleichtert (Fig. 2). Dieser Keim wächst innerhalb der Epithelzelle zu einer kugligen oder ovalen Zelle heran, dem ausgebildeten Coccidium (Fig. 3) und zwar geschieht dies auf Kosten der Wirtszelle, die hierbei allmählich zugrunde geht. Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die erwachsene Coccidie, nachdem sich ihr Kern durch direke Kernteilung vermehrt hat (Fig. 4), in eine verschieden große Anzahl von Teilstücken (Fig. 5), die eine ähnliche Gestalt annehmen wie die ursprünglichen Sichelkeime, aus denen die Coccidie hervorgegangen ist, aber in ihrem feineren Bau bestimmte Unterschiede aufweisen. Diese Fortpflanzungskörper dringen in andere Epithelzellen ein und können eine ähnliche Entwicklung



durchmachen wie ihre Mutterzellen, sie dienen dann zur Ausbreitung der Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirtstieres.

Ich habe diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei der die Zelle durch einfache Spaltung in zahlreiche Teilstücke zerfällt, mit dem Namen „Schizogonie" bezeichnet. Die bisher üblichen Bezeichnungen, wie „direkte oder freie Vermehrung" — "Cycle asporulée" — „endogene Sporulation" — sind zweideutig oder nicht zutreffend. Die bei der Schizogonie entstehenden, frei beweglichen Teilstücke können nach dem Vorschlage Simonds „Merozoiten" genannt werden, für ihre Mutterzellen schlage ich „Schizonten" vor. —

Außer dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die zur Vermehrung der Parasiten im Wirtstier dient (Autoinfektion), findet sich noch eine andere Art der Fortpflanzung, die Bildung von Dauersporen, welche die Neuinfektion anderer Wirtsindividuen vermittelt. Dieselbe wird bedingt durch einen Geschlechtsakt und kann deshalb als geschlechtliche Fortpflanzung der ungeschlechtlichen Schizogonie gegenübergestellt werden. Ich will sie als „Sporogonie" bezeichnen.

Die Merozoiten können sich nämlich in dreifacher Weise entwickeln; entweder wachsen

sie schnell heran, ohne bedeutende Quantitäten von Reservenahrung in sich aufzuspeichern und werden dann zu Schizonten (Fig. 5 über 2 in der Pfeilrichtung), oder sie wachsen langsamer, speichern aber dabei reichlich dotterartige Reservestoffe in ihrem Protoplasma auf (Fig. 6) und entwickeln sich durch einen Reifungsprozeß, bei welchem ein Teil der Kernsubstanz in Gestalt des Karyosoms ausgestoßen wird (Fig. 6*a*), zu weiblichen Gameten. Ein dritter Teil der Merozoiten, der keine Reservestoffe enthält, bildet sich zu den Mutterzellen der männlichen Geschlechtselemente aus (Fig. 7), welche durch ihre dichtere Plasmastruktur leicht von den Schizonten zu unterscheiden sind. Nachdem diese Zellen ihre volle Größe erreicht haben, teilt sich ihr Kern auf multiple Weise in viele Teilstücke, die an die Oberfläche der Zelle rücken und sich hier mit einer geringen Menge von Protoplasma als kleine sichelartige Körperchen abschnüren, indem sie den größten Teil der Mutterzelle als Restkörper zurücklassen (Fig. 7*a*). Diese Körper entwickeln zwei Geißeln, mit deren Hilfe sie sich lebhaft bewegen können. Es sind die männlichen Geschlechtszellen oder Gameten, welche imstande sind, die weiblichen aufzusuchen und zu befruchten. Bei ihrer Bildung findet auch eine Reduktion der Kernsubstanz statt, indem das Karyosom ebenfalls zugrunde geht. Wegen der bedeutenden Größendifferenz der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen haben wir sie als „Mikro- und Makrogameten“ unterschieden Die Befruchtung (Fig. 8) erfolgt in derselben Weise, wie bei den Eiern der Metazoen, der Makrogamet bildet einen Empfängnishügel, in dessen Kuppe der Mikrogamet mit seiner Spitze eindringt, worauf sich der Vorsprung zurückzieht und eine der Mikropyle vergleichbare, trichterartige Einsenkung gebildet wird, durch welche der Mikrogamet vollständig in das Innere des Makrogameten eindringt; schon während dieser Vorgänge wird auf der Oberfläche des Makrogameten eine dicke Membran abgeschieden, welche es verhindert, daß mehr als ein einziger Mikrogamet in den Makrogameten eindringt. Innerhalb dieser Cystenhülle verschmelzen nun die beiden Kerne der Gameten miteinander. Die Copula kann man als Oocyste bezeichnen (Fig. 9). Häufig wird schon in diesem Zustande die Oocyste mit dem Kot aus dem Darm des Wirts entleert, in andern Fällen geschieht dies erst, nachdem sich die Sporen innerhalb der Cyste gebildet haben.

Der Makrogamet hat erst durch die Befruchtung die Fähigkeit der Sporogonie erlangt, man kann daher die Copula als Sporont bezeichnen. Der aus der Verschmelzung des Makro- und Mikrogametenkerns entstandene Sporontenkern teilt sich durch eine Art primitiver Mitose in zwei Tochterkerne, deren jeder wieder auf dieselbe Weise in zwei geteilt wird. Erst nachdem die vier Kerne sich regelmäßig im Protoplasma verteilt haben, zerfällt auch das letztere in vier gleiche Teilstücke, deren Zentrum von je einem Kern eingenommen wird. Diese vier Zellen, die den Namen „Sporoblasten“ führen können, entwickeln sich unter Abscheidung einer dicken, undurchlässigen Hülle auf ihrer Oberfläche zu den Dauerstadien oder Sporocysten (Fig. 11), welche in dem entleerten Kot des Wirtstieres eintrocknen können und gegen äußere Einflüsse sehr widerstandsfähig sind.

Der Kern der Sporocysten teilt sich in ähnlicher Weise wie der Sporontenkern in zwei worauf der Inhalt der Sporocyste unter Zurücklassung eines großen Restkörpers in zwei sichelförmige Keime zerfällt (Fig. 11), die wir im Gegensatz zu den Merozoiten als Sporozoiten bezeichnen können.

Wenn eine solche reife Cyste mit der Nahrung in den Darmkanal des richtigen Wirtstieres gelangt, so platzen unter dem Einfluß des Darmsaftes die Sporenhüllen und die Sporozoiten kriechen heraus. Sie bohren sich in die Epithelzellen und machen die hier geschilderte Entwicklung durch. Hiermit ist der Zeugungskreis des Coccidium geschlossen; *derselbe erweist*

sich durch den Wechsel von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel.

Auf einzelne Verschiedenheiten, welche sich in der Gruppe der Coccidien finden und welche durch Anpassung an bestimmte eigenartige Lebensbedingungen von einigen Formen sekundär erworben sind, kann ich hier nicht eingehen (vgl. meine ausführliche Arbeit). Bezüglich der Unterdrückung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei Benedenia verweise ich auf die Monographie dieser Form von Siedlecki[1]) bezüglich Adelea auf die ausführliche Arbeit desselben Autors[2]), welche die Resultate unserer gemeinsamen Untersuchung über diese höchst differenzierte Coccidie enthält. —

Wenden wir uns nun zu den Haemosporidien. Diese von den meisten Autoren ebenfalls zu den Sporozoen gestellten Organismen sind Blutschmarotzer der Wirbeltiere. Sie finden sich mit Ausnahme der Fische bei allen vier übrigen Gruppen. Im Gegensatz zu den Coccidien zeichnen sich manche Haemosporidien durch amöboide Beweglichkeit im ausgebildeten Zustand aus. Ihr Sitz ist während ihres vegetativen Lebens in den roten Blutkörpern, die sie während ihres Wachstums in ähnlicher Weise zerstören, wie die Coccidien die Epithelzellen. — Die Entwicklung der Malariaparasiten im Blute ist infolge zahlreicher Untersuchungen der Mediziner als gut bekannt anzusehen. Einen Abschluß dieser Forschungen, als deren Hauptvertreter Laveran, Marchiafava, Celli, Golgi, Grassi, Mannaberg u. a. anzusehen sind, hat in neuester Zeit Ziemann gemacht, indem er auch die feineren Kernverhältnisse während des ganzen Lebens des Malariaparasiten im Blute des Menschen studierte und alles Bekannte in seinem Buch „Über Malaria- und andere Blutparasiten“[3]) zusammenfaßte.

Während der im Blute sich abspielende Teil der Entwicklung der Haemosporidien, auch bei den übrigen Wirtstieren, den Vögeln, Reptilien und Amphibien nicht schwierig zu ermitteln war (besonders Labbés Verdienste sind auf diesem Gebiet anzuerkennen, dieser Autor hat in seiner ausführlichen Haemosporidien-Monographie die Grundlage zu einer künftigen Systematik dieser Organismen gelegt und ihre Organisation vergleichend studiert), blieb die Art der Infektion ganz unbekannt, bis in jüngster Zeit die experimentelle Prüfung der Frage ganz überraschende Aufschlüsse über einen wichtigen zweiten Teil der Lebensgeschichte der Haemosporidien gegeben hat; dieser zweite Abschnitt der Entwicklung spielt sich im Körper eines Insekts ab und machen die Haemosporidien in dem kaltblütigen Wirt ein Stadium der Epithelzellschmarotzer durch, welche Tatsache ihre phylogenetische Ableitung von den typischen Epithelzellparasiten, den Coccidien sehr nahe legt.

Daß die sogenannte „Mosquito-Malaria-Theorie“, die von vielen als etwas ganz Neues angesehen wird, schon vor langer Zeit und in verschiedenen Weltteilen aufgestellt worden ist, hat Nuttal[4]) in seinem ausführlichen Referat über die neuere Malariaforschung nachgewiesen. Schon die Römer (Columella, Varro, Vitruv) deuten Beziehungen zwischen den Insekten und der Malariakrankheit an, worauf vor Nuttal schon Plehn[5]) aufmerksam gemacht hat. Interessant ist auch die Angabe Kochs, daß die Neger in Ostafrika die Malaria auf den Stich von Insekten zurückführen, ja sogar für die Krankheit und ihre Erreger, die Moskitos, nur ein Wort „Mbu“

[1]) Ann. Inst. Pasteur 1898, p. 799—836.
[2]) Ann. Inst. Pasteur 1899, Février.
[3]) Jena 1899.
[4]) Zentralblatt für Bakter. u. Paras. K., Bd. XXV, 1899, Nr. 5—10 u. Nr. 24—25.
[5]) Ätiologische und klinische Malaria-Studien, Berlin 1890, S. 40.

besitzen. Nuttal[1]) hat auch alle Angaben über die wiederholte Neuentdeckung dieser Theorie gesammelt und die Gründe, welche für oder gegen dieselbe geltend gemacht worden sind, übersichtlich zusammengestellt. Während also die Idee, daß die Mücken die Übertragung der Malaria bewirken, alt ist, hat man sich erst in neuester Zeit an die experimentelle Prüfung ihrer Richtigkeit gemacht. Ich kann hier nicht ausführlich auf die umfangreiche Malaria-Literatur eingehen, dies ist auch überflüssig, weil die Quellen kritisch und vollständig bei Nuttal[2]) zu finden sind. Die Anregung zur Inangriffnahme des experimentellen Malariastudiums gab der englische Parasitenforscher Manson, der durch seine Untersuchung über die Rolle der Moskitos als Zwischenwirt bei der Übertragung der Filaria Bancrofti schon einen ähnlichen Forschungsweg beschritten hatte. Manson veranlaßte den englischen Militärarzt Ross in Indien mit Moskitos und Malariakranken zu experimentieren und gab ihm die Anleitung hierzu. In der Tat ist es Ross als erstem gelungen, etwas über die Entwicklung der Haemosporidien (Proteosoma der Vögel, Plasmodium des Menschen) im Körper der Mücken zu ermitteln. Ross ließ Mücken an malariakranken Vögeln (Proteosoma) und später auch Menschen (Plasmodium) saugen und konnte feststellen, daß die Parasiten in das Darmepithel der Mücke eindringen, dann heranwachsen und in der Submucosa große Cysten bilden, die Sporozoiten in die Leibeshöhle entleeren, daß letztere dann in die Speicheldrüsen gelangen und von hier beim Stich des Insekts in das Blut des ersten Wirts übertragen werden. Der experimentelle Nachweis, daß gesunde Vögel nach dem Stich infizierter Mücken krank werden, gelang ebenfalls.

Gleichzeitig wurde von dem Amerikaner Mc Callum an Halteridium (Vogelblut) und Plasmodium eine andere wichtige Entdeckung gemacht, die ebenso, wie bei den Coccidien, erst den Schlüssel für das Verständnis des Zeugungskreises der Haemosporidien ergab, nämlich die Beobachtung der Kopulation. Es ist von Interesse, daß die Malariaforschung dieselben Irrtümer aufwies, wie früher die Coccidienforschung. Man faßte alle Stadien, die augenscheinlich nicht mit der sogenannten Sporulation der Haemosporidien im Blut in Beziehung zu bringen waren, als Degenerationsformen, sterile Stadien, Abnormitäten auf, bis erst Mc Callum nachwies, daß die Halbmonde, Sphären und Geißelkörper die männlichen und weiblichen Fortpflanzungsstadien sind. Genau so bei den Coccidien, Schneider und Labbé hielten auch die Mikrogameten für Degenerationsprodukte.

Bedeutend vertieft und weiter ausgedehnt wurden dann die von Ross begonnenen Versuche von der italienischen Schule, als deren Haupt Grassi anzusehen ist. (Im Juli 1898 hat sich in Italien eine Gesellschaft von Zoologen und Medizinern zur Erforschung der Malaria zusammengetan, um durch Arbeitsteilung weiter zu kommen, die Hauptmitglieder sind außer Grassi noch Bignami, Bastianelli, Casagrandi, Celli, Dionisi u. a.; ich glaube, daß diese Methode Nachahmung verdient; bei uns in Deutschland schließen sich die Mediziner sehr von den Zoologen ab, doch werden sie auf die Dauer nicht ohne die Erfahrungen derselben auskommen können, das komplizierte und zeitraubende Studium der freilebenden Protozoen z. B. ist eine notwendige Vorbedingung für das Verständnis der an das parasitäre Leben angepaßten Formen und das können die Mediziner allein nicht bewältigen.)

Grassi und seiner Schule gelang auch die Infizierung des Menschen durch den Stich einer künstlich infizierten Mücke, besonders gebührt auch diesem Forscher das Verdienst, fest-

---

[1]) l. c.

[2]) Die Literaturliste, auf die auch bezüglich der nachfolgenden Angaben verwiesen sei, befindet sich l. c. S. 343.

gestellt zu haben, daß nur bestimmte Mückenarten (die Angehörigen der Gattung Anopheles) imstande sind, die Parasiten zu übertragen.

Wenn nun auch von allen diesen Forschern bisher nur kurze, vorläufige Mitteilungen veröffentlicht worden sind[1]) und noch keine ausführliche, mit kritisierbaren Abbildungen versehene Arbeit vorliegt, und wenn auch noch manche Fragen ganz offen sind (z. B. das Schicksal der Parasiten während der Entwicklung der Mücken, ferner, ob alle Haemosporidien einen solchen Wirtswechsel besitzen, z. B. die der Amphibien und Reptilien, welche doch kaum von Mücken übertragen werden dürften usw. usw.), so glaube ich doch, daß die bisherigen Angaben schon genügen, um für den Vergleich mit den Coccidien ein Schema des Zeugungskreises der Haemosporidien aufzustellen.

Ich wähle als Beispiel für dasselbe die Gattung Proteosoma, deren Vertreter im Vogelblut leben, weil ich diese Form selbst genauer untersucht habe, worüber ich andernorts ausführlich berichten werde. Auf Grund der Untersuchungen von Ross und Grassi (und seiner Mitarbeiter) und mit eigenen Ergänzungen, die sich hauptsächlich auf die Bildung der Geschlechtszellen und die Kopulation erstrecken, ergibt sich folgendes Schema des Zeugungskreises von Proteosoma (cf. die Figur II).

Durch den Stich von Culex pipiens gelangen die Sichelkeime, die ich, in Übereinstimmung mit den entsprechenden Gebilden bei Coccidien, Sporozoiten nenne, in das Blut eines Vogels; hier wandern diese schwach gekrümmten, kurzen Körper (Fig. 1), ebenso wie die Sporozoiten der Coccidien, umher[2]) und werden mit dem Blutstrom im Körper zerstreut; sie vermitteln die Infektion, indem sie in die roten Blutkörperchen eindringen (Fig. 2). Hier wachsen sie auf Kosten des Blutkörpers zu Schizonten heran, wobei sie reichlich Pigment im Plasma ablagern (Fig. 3). Im roten Blutkörper wird der Kern an die Seite gedrängt, und schließlich bleibt von ihm nur eine dünne, den Parasiten umgebende Hülle mit dem Kern übrig. Nach beendetem Wachstum teilt sich der Kern des Schizonten wiederholt durch direkte Kernteilung in verschieden zahlreiche Tochterkerne (nach eigenen Untersuchungen spielt hierbei das Karoysom dieselbe Rolle wie bei der Schizogonie der Coccidien (cf. meine demnächst erscheinende ausführliche Arbeit über Coccidium in den Zoologischen Jahrbüchern). Das Pigment sammelt sich im Zentrum oder an einer anderen Stelle des Plasmas zu einem Klumpen an (Fig. 4), und es zerfällt der ganze Körper des Parasiten durch Schizogonie in eine verschieden große Zahl von kleinen, einkernigen, amoeboid beweglichen Keimen (Fig. 5), nur wenig Plasma bleibt mit den Pigmentklumpen als Restkörper zurück. Die kleinen Fortpflanzungskörper, die ich, ebenso wie bei den Coccidien, Merozoite nennen will, können nun dieselbe Entwicklung wie die Sporozoite durchmachen, d. h. in Blutkörper eindringen, zn amoeboiden Schizonten heranwachsen und sich wieder teilen. Auf diese Weise können mehrere ungeschlechtliche Generationen aufeinander folgen (Fig. 5 über 2—5). Die Schizogonie dient ebenso wie bei den Coccidien zur Ausbreitung und Vermehrung der Parasiten im Wirt (Autoinfektion). Später treten erst die Geschlechtsformen auf. Ebenso ist es bei den Coccidien, auch dort folgen erst mehrere ungeschlechtliche Generationen. — Bei den Infusorien, wo allmählich die Teilungsfähigkeit abnimmt, bis durch die Konjugation wieder eine Auffrischung erfolgt, liegen ähnliche Verhältnisse vor, wie schon Siedlecki und ich betont haben. — Bei den Haemosporidien vermittelt die Kopulation die Neuinfektion anderer Wirte, ähnlich wie bei den Coccidien, und ist besonders bei der Differenzierung der Geschlechtsindividuen die Über-

[1]) cf. Nuttal, l. c., S. 343—345 und S. 910—911.

[2]) Leicht direkt zu beobachten, wenn man den Thorax einer infizierten Mücke im Vogelblut zerquetscht.

einstimmung frappant. — Ein Teil der Schizonten wächst nämlich auch bei den Haemosporidien langsamer heran, scheidet viel feinkerniges Pigment ab und zeigt ein dichteres, stärker lichtbrechendes Plasma (Fig. 6), es sind die weiblichen Individuen, die wir bei den Coccidien Makrogameten[1]) genannt haben (McCallum hat diesen Charakter sehr gut erkannt). Sie besitzen bei Proteosoma ebenso wie bei Halteridium bohnenförmige Gestalt und sind leicht von den amöboiden, unregelmäßig gestalteten Schizonten zu unterscheiden (erleichtert wird diese Unterscheidung noch durch das dichtere, granulierte Plasma und durch die reichere Pigmentanhäufung in den Makrogameten). Die männlichen Geschlechtszellen, die wir als Mikrogametocyten bezeichnet (Fig. 7) haben, zeigen ähnliche Gestalt wie die Makrogameten (bohnenförmig), besitzen aber ganz hyalines Plasma und zeigen ein sehr grobkörniges Pigment (Fig. 7). Sie sind in ihrer Entwicklung immer etwas vor den Makrogameten voraus, wachsen also schneller. Die Kernvermehrung der Mikrogametocyten ist genau so wie bei den Coccidien eine multiple, wie ich später andernorts ausführlich nachweisen werde, auch die Bildung der Mikrogameten und ihre Abschnürung von dem großen Restkörper erfolgt in derselben Weise (Fig. 7*a*). Das Karyosom geht bei der Kernteilung ebenso zugrunde wie bei der Mikrogametenbildung der Coccidien. Geißeln habe ich bisher an den Mikrogameten der Haemosporidien nicht entdecken können, sie bewegen sich wie bei Klossia durch schlängelnde Bewegungen des Körpers. Sie bestehen größtenteils aus Kernsubstanz, nur wenig Plasma wird bei ihrer Bildung verbraucht. Die Makrogameten machen einen ganz entsprechenden Reifungsprozeß wie bei den Coccidien durch; sie runden sich kuglig ab, wobei ein Teil der Kernsubstanz (das Karyosom) ausgestoßen wird (Fig. 6*a*). Die Befruchtung ist identisch mit der bei den Coccidien geschilderten (Fig. 8). Es wird auch hier ein Empfängnishügel gebildet, durch den nur ein einziger Mikrogamet eindringt.

Die weitere Entwicklung der Zygote erfolgt nun aber in anderer Weise. Die Befruchtung wird nur selten im Blut des warmblütigen Wirtes vollzogen, sondern meist erst im Darm der Mücke, welche beim Saugen die Parasiten aufgenommen hat. Offenbar gehört ein besonderer Reiz dazu, um die Geschlechtsfunktion auszulösen. Dieser Reiz scheint in der Abkühlung zu bestehen, wofür auch die Tatsache spricht, daß auf dem Objektträger stets nach einiger Zeit alle Geschlechtsindividuen zur Kopulation schreiten. Bei den Coccidien wird die Zygote nach erfolgter Befruchtung sofort zur Oocyste, und wird mit dem Darminhalt entleert. Bei den Haemosporidien darf dies nicht geschehen, sondern die Copula muß im Zwischenwirt bleiben, damit die Art wieder in den ersten Wirt gelangt.

Um diesen Zweck zu erreichen, entwickelt sich die Copula zu einem langgestreckten, beweglichen Körper, der imstande ist, in das Darmepithel der Mücke sich einzubohren (Fig. 9); hier kommt er in einer Epithelzelle zur Ruhe, wächst bedeutend heran und gelangt schließlich aus der Epithelzelle in die Submucosa, wo er unter der Muskelschicht als buckelartige Hervorwölbung in die Leibeshöhle hineinragt. Er hat inzwischen eine Cystenhülle abgeschieden und sich hiermit zur Oocyste entwickelt. Während also bei den Coccidien die Copula direkt zur Oocyste wird, hat sich bei den Haemosporidien ein bewegliches Zwischenstadium (wohl in Anpassung an die andersartigen Lebensbedingungen) ausgebildet, für welches ich den Namen „Ookinet“ vorschlage.[2])

---

[1]) Grassi benutzt bei den Haemosporidien auch diese von uns bei den Sporozoen eingeführten Namen, ohne aber, ebenso wie alle anderen Autoren, Siedleckis und meine Arbeit zu erwähnen.

[2]) Den ich einer anregenden Diskussion mit Herrn Geheimrat F. E. Schulze verdanke.

In der Oocyste teilt sich das Plasma nach vorausgegangener Kernvermehrung in zahlreiche Sporoblasten (Fig. 10). Bei den Coccidien scheiden die Sporoblasten eine Hülle ab und entwickeln sich damit zu Sporocysten, die dann erst durch Teilung ihres Inhalts die Sporozoiten bilden. Bei Proteosoma fehlt die sekundäre Cystenbildung, die Sporoblasten teilen sich direkt in Sporozoite (Fig. 11), wobei in jedem Sporoblasten ein kleiner Restkörper zurückgelassen wird. Die Sporozoiten werden durch Platzen der Oocystenhülle in die Leibeshöhle der Mücke entleert und gelangen mit dem Lymphstrom auch in die Speicheldrüsen, aus denen sie dann beim Stich der Mücke mit dem Speichel in das Blut des ersten Wirts gelangen. Wir sind hiermit zu dem Stadium, von dem wir ausgingen, angelangt, der Zeugungskreis ist geschlossen, derselbe ist ebenso wie bei den Coccidien ein echter Generationswechsel.

Die wenigen Differenzen, welche die Entwicklung der Haemosporidien gegenüber den Coccidien aufweist (Ookinetenstadium, Fehlen der Sporocystenbildung) erklären sich durch die Anpassung an den Wirtswechsel und sind als sekundäre zu bezeichnen. Jedenfalls glaube ich, daß der hier nur in Kürze angedeutete Vergleich die nahe Verwandtschaft der Coccidien und Haemosporidien plausibel gemacht hat. Die Untersuchung der Haemosporidien der Amphibien (Drepanidium) wird, wie ich vermute, diese Ansicht noch bestärken; denn ich glaube, daß bei diesen Formen kein Wirtswechsel vorliegt. Für die Phylogenie der Haemosporidien werden dieselben wichtige Aufklärung liefern. Ich hoffe demnächst andernorts ausführlich auf diese Frage zurückzukommen.

Erklärung der Abbildungen.

I. Schema des Zeugungskreises einer Coccidie (Typus Coccidium).
II. Schema des Zeugungskreises einer Haemosporidie (Typus Proteosoma).

In den beiden Zeugungskreisen bezeichnen die gleichen Nummern homologe Stadien der Entwicklung. Die homologen Stadien empfehle ich mit den gleichen Namen zu belegen und schlage folgende einheitliche Nomenklatur vor:

Fig. 1. Sporozoit.
Fig. 2. Sporozoit in die Wirtszelle eindringend.
Fig. 3. Herangewachsener Schizont.
Fig. 4. Kernvermehrung zur Schizogonie.
Fig. 5. Schizogonie und Loslösung der Merozoite vom Restkörper. Der Zyklus von 5 über 2 kann in der Pfeilrichtung wiederholt werden.
Fig. 6. Makrogamet vor, 6*a* nach der Reifung (Abrundung und Ausstoßung des Karyosoms).
Fig. 7. Mikrogametocyt, 7*a* Mikrogametenbildung.
Fig. 8. Kopulation.
Fig. 9. In Schema I Oocyste, in Schema II Ookinet.
Fig. 10. Sporoblastenbildung in der Oocyste.
Fig. 11. Sporozoitenbildung (bei I in den Sporocysten, bei II fehlt die Sporocystenhülle, die Sporoblasten zerfallen direkt in die Sporozoiten.

Untersuchungen
über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi Schn.

Mit Tafel VII—XII.

Einleitung.

Die Klassiker der Protozoenforschung hatten den gewaltigen Formenreichtum dieser niedersten Tiergruppe kennen gelehrt und ihre Morphologie in mustergültiger Weise studiert. Die Lebensgeschichte, insbesondere die Fortpflanzungsvorgänge waren aber in den meisten Fällen sehr wenig erforscht und bis heute sind noch große Lücken in unseren Kenntnissen geblieben.

Es ist nicht lange her, daß bei den Protozoen keine anderen Fortpflanzungsvorgänge als die einfache Teilung bekannt waren. Erst die Forschungen der letzten Jahre lehrten, daß noch andere Reproduktionsmodi vorkommen und daß zahlreiche Protozoen eine komplizierte Entwicklungsgeschichte besitzen.

In einzelnen Fällen wurde nachgewiesen, daß innerhalb desselben Artbereichs zwei verschiedene Formenreihen vorhanden sind (Foraminiferen, Paramoeba), die durch die Fortpflanzung zu einem Zeugungskreis verbunden werden. Bei der Untersuchung dieses sogenannten „Dimorphismus" stellte es sich heraus, daß die beiden verschiedenen Formen einer anderen Art der Fortpflanzung ihren Ursprung verdanken; während die eine durch Teilung der anderen entsteht, wird die letztere aus der ersten durch Schwärmerbildung gebildet, so daß also die beiden Formen miteinander abwechseln.

Die in neuester Zeit gemachte Entdeckung, daß schon in der niedersten Gruppe der Protozoen, bei Rhizopoden, geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt (Actinophrys- und Actinosphaerium-Kopulation), und die Erforschung des Generationswechsels der Coccidien (durch Siedlecki und mich) demonstrierten die Wichtigkeit der Protozoenfortpflanzung für das Verständnis und besonders den Ursprung der Metazoenbefruchtung.

Daß die Schwärmerbildung der Protozoen ebenso wie bei den niederen Pflanzen mit einem Geschlechtsakt verbunden sein könnte, war nicht unwahrscheinlich, und diese Vermutung wurde auch bei der Erklärung des „Dimorphismus" von verschiedenen Forschern ausgesprochen, mit umsomehr Berechtigung, als bereits in einem Falle (Hyalopus, Schaudinn 1894) die Kopulation von Schwärmsporen beobachtet war.

Um diese Frage „Ist der Dimorphismus durch echten Generationswechsel bedingt?" zu entscheiden, wurde die nachfolgende Untersuchung vorgenommen.

Trichosphaerium schien mir ein besonders günstiges Objekt deshalb zu sein, weil es sich gut in Aquarien züchten läßt und zu den häufigsten marinen Rhizopoden gehört. Trotzdem boten die komplizierten Lebensschicksale dieses Organismus der Erforschung zahlreiche Schwierigkeiten, so daß ich die verhältnismäßig lange Zeit von fünf Jahren dazu gebraucht habe. Während derselben habe ich Trichosphaerium nie ganz aus den Augen gelassen und mit Unterbrechungen immer von neuem gezüchtet und beobachtet, bis der Zeugungskreis geschlossen werden konnte.

Einen wesentlichen Fortschritt bei diesen Studien erlangte ich durch einen von der Königlichen Akademie der Wissenschaften mir ermöglichten Aufenthalt am Meere, an der norwegischen Küste, wo ich die marinen Rhizopoden in natürlicheren Lebensbedingungen als hier in Berlin in kleinen Aquarien beobachten konnte. Nicht zum wenigsten haben mich auch zahlreiche belehrende und anregende Gespräche gefördert, die ich mit meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheim-Rat Prof. Dr. F. E. Schulze, geführt habe. Hierfür und für die liberalste Gewährung jeder Unterstützung durch das Zoologische Institut gebührt ihm mein aufrichtigster Dank.

Die nachfolgende Abhandlung ist die erste einer Reihe von Untersuchungen über den Generationswechsel bei Protozoen, eine zweite, die demnächst erscheint, wird sich mit dem Generationswechsel der Coccidien beschäftigen, woran sich eine ausführliche monographische Schilderung des Zeugungskreises der Foraminifere „Polystomella crispa“ schließen wird; die dann folgenden Abhandlungen werden sich mit Heliozoen beschäftigen und die ausführlichen Mitteilungen über die bereits von mir in Kürze publizierten Beobachtungen an Actinophrys und den Acanthocystiden enthalten.

Literatur über Trichosphaerium.

Unter dem Namen Trichosphaerium sieboldii wurde im Jahre 1878 von A. Schneider [78] ein Rhizopode aus den Austernbassins von Ostende beschrieben, der kugelige oder ovale Gestalt besaß und dessen Oberfläche mit dicht stehenden, gleichlangen „Borsten“ besetzt war. Die letzteren schienen einer festen Haut aufzusitzen, welche zahlreiche röhrenförmige Öffnungen besaß, aus denen hyaline, fadenförmige Pseudopodien ausgestreckt wurden. Schneider stellte diesen Organismus zu den Foraminiferen, ohne Gründe hierfür anzugeben; er sah ihn als Übergangsform von der Lieberkühnia zu den echten kalkschaligen Talamophoren an. Die Beschreibung Schneiders ist sehr kurz und liefert keinen Beitrag zur Kenntnis der inneren Organisation des Tieres.

Obwohl er den Namen gegeben hat, ist Schneider nicht der erste Beobachter dieses Rhizopoden, den er als neu beschreibt, doch konnten ihm die früheren Beobachtungen entgehen, da sie sehr versteckt publiziert waren. Nämlich schon neun Jahre früher (1869) hatte R. Greeff [69] an derselben Lokalität (Ostende) einen marinen Rhizopoden gefunden und kurz beschrieben, der in allen von Schneider aufgestellten Charakteren mit Trichosphaerium übereinstimmt („kugelige, von feinen Kalknadeln besetzte Kapsel, durch deren runde Öffnungen stäbchenförmige Pseudopodien hervorgestreckt werden“). Greeff hat aber weder in dieser, noch in einer bald darauf folgenden Mitteilung [69a] seinen Rhizopoden benannt, und der von Schneider gewählte Name besteht daher zu Recht. In seiner zweiten Notiz [69a] stellt Greeff seinen Organismus ebenfalls zu den Foraminiferen, weil er annimmt, daß die die Hülle zusammensetzenden Stäbchen aus

kohlensaurem Kalk bestehen, und daher in der Schale eine Vorstufe der kalkigen Monothalamienschale erblickt.

Ohne die Arbeit Schneiders zu kennen, beschrieb 1883 Gruber [83] unter dem Namen Pachymyxa hystrix aus Freiburger Seewasseraquarien einen Rhizopoden, der vollständig mit Trichosphaerium übereinstimmte, was bald darauf auch von diesem Autor erkannt und berichtigt wurde, indem er den von ihm gegebenen Namen zurückzog [83a].

Während die bisher erwähnten Beobachter eigentlich nur das, was man bei einer oberflächlichen Betrachtung mit dem Mikroskop sehen kann, mitteilten, hat Gruber [83] genauere Untersuchungen angestellt und eine Reihe Tatsachen über die Lebensweise, die Struktur der Schale und den Bau des Weichkörpers von Trichosphaerium geliefert, auf die im Laufe dieser Arbeit wiederholt eingegangen werden wird. Gruber sucht die nächsten Verwandten des Trichosphaerium nicht bei den Foraminiferen, sondern bei amoebenartigen Organismen, ja er fand bereits die stäbchenlosen, amoebenähnlichen Stadien von Trichosphaerium und vermutete in ihnen Entwicklungstadien unseres Tieres.

Möbius [89] beobachtete in der Kieler Bucht einen Rhizopoden mit Stäbchenhülle, den er für identisch mit Trichosphaerium sieboldii hält, obwohl derselbe einzelne Abweichungen zeigt. Diese beziehen sich namentlich auf die Stäbchen, die bei der Kieler Form organischer Natur sind, und auf die Pseudopodien, die Möbius nicht als fadenförmig, sondern als „kugelig-lappenförmige“ Plasmafortsätze beschreibt. Dieser Forscher stellt für Trichosphaerium eine neue Rhizopodengruppe auf, die er Trichosa nennt und die ein Verbindungsglied zwischen den Amoebaea und Perforata bilden soll.

Im Jahre 1892 konstatierte Greeff [92], daß er der erste Beobachter des Trichosphaerium sei (vergl. oben). Seine Behauptung, daß die Stäbchen der Hülle aus kohlensaurem Kalk bestehen, hält er aufrecht, ohne sie aber zu beweisen; die Pseudopodien sind lang „stäbchenförmig“. Weil Möbius [89] bei seiner Form organische Stäbchen und lappenförmige Pseudopodien angibt, hält Greeff dieselbe für eine Varietät der Nordseeform.

Noll [92] beschreibt in einer kurzen Notiz die Art der Ausbreitung der Trichosphaerien an der mit Algen bewachsenen Glaswand eines Aquariums und die kreisförmigen Fraßstellen in dem Algenfilz. Über die Organisation gibt er nichts an.

Labbé [95] fand unsern Rhizopoden bei Roscoff und beobachtete das Vorkommen von Zooxanthellen im Weichkörper desselben.

Hiermit sind die bisherigen Beobachtungen über Trichosphaerium erschöpft. Dieselben sind sehr unvollständig und einander widersprechend. Über die Lebensgeschichte, die feineren Bauverhältnisse, die Kerne und die chemische Natur der Schale ist nichts bekannt.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die zur nachfolgenden Untersuchung verwendeten Trichosphaerien stammen einesteils aus den Seewasseraquarien des hiesigen Zoologischen Instituts, die ihre Füllung durch die Zoologische Station zu Rovigno erhalten hatten; ein anderer Teil fand sich in Gläsern ein, die vor mehreren Jahren aus dem Wiener Zoologischen Institut mit Trichoplax adhaerens hierher gekommen waren und deren Inhalt aus der Adria bei Triest stammte. Auch in mehreren Gläsern aus Helgoland lebt Trichosphaerium. Endlich fand ich diesen Rhizopoden freilebend im Puddefjord bei Bergen in Norwegen. Die dort beobachteten Individuen waren für mich besonders

deshalb von Wert, weil ich ihre vollkommene Identität mit den Mittelmeerformen konstatieren konnte. Trichosphaerium fand sich in der littoralen Zone bis zu einer Tiefe von etwa 5 m auf Algen ziemlich häufig.

Unser Rhizopode tritt zeitweilig in so ungeheuren Massen auf, daß die Glaswände der Aquarien wie mit einem weißen Filz überzogen erscheinen, und ich litt daher niemals an Materialmangel. In den 38 Seewassergläsern, die mir zur Verfügung standen, trat zu jeder Jahreszeit während der verflossenen fünf Jahre mindestens in der Hälfte Trichosphaerium wahrhaft epidemisch auf. Besonders angenehm für die Untersuchung der Lebensverhältnisse dieses Rhizopoden ist seine Lebenszähigkeit. Er paßt sich den schlechtesten Lebensbedingungen an und scheint, wo er einmal sich eingebürgert hat, unausrottbar zu sein. Daher ist es auch nicht schwierig, ihn in kleineren Glasgefäßen (sogenannten Kristallisierschalen und Uhrgläschen) zu züchten, um seine Fortpflanzung und Entwicklung zu beobachten.

Zum Aufsuchen einzelner Stadien an den Glaswänden der Aquarien habe ich, wie früher bei andern Rhizopoden, auch hier mit bestem Erfolge das von F. E. Schulze konstruierte Horizontalmikroskop benutzt. Dieses Instrument erleichtert außerordentlich die biologische Erforschung kleiner Organismen, und es nimmt mich Wunder, daß nur so wenige Forscher dasselbe benutzt haben. Zum Absuchen von Aquarienwänden ist es mir wegen seiner feinen Einstellung unentbehrlich, aber auch für die Beobachtung von Bewegungen und der gröberen Fortpflanzungsverhältnisse der Rhizopoden sehr geeignet, besonders deshalb, weil man die Tiere unter natürlicheren Lebensbedingungen als auf dem Objektträger, in der feuchten Kammer oder der Uhrschale studieren kann. Natürlich dürfen die letzteren Hilfsmittel auch nicht vernachlässigt werden, um mit stärkeren Vergrößerungen beobachten zu können; doch hat man an den gröberen Untersuchungen eine gute Kontrolle, ob die Tiere bei der Herausnahme aus ihren gewohnten Lebensbedingungen nicht wesentlich alteriert worden sind. Ich habe daher bei meinen Rhizopodenstudien stets beide Beobachtungsmodi kombiniert. Zur Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung verwendete ich mit Erfolg das von mir [94] beschriebene einfache Mikro-Aquarium, in welchem ich die Rhizopoden wochenlang lebend halten konnte. Vorbedingung für die Zucht aller mariner Rhizopoden in kleinen und kleinsten Behältern ist eine möglichst genaue Regulierung des Salzgehaltes, was leicht durch vorsichtiges Nachfüllen destillierten Wassers erreicht wird, und die Sorge für reichliche Nahrung. Trichosphaerium ist in bezug auf den ersten Punkt weniger gefährlich als andere Rhizopoden, weil es euryhalin ist, dafür ist es aber um so gefräßiger, und ich muß daher meine Methoden der Nahrungsversorgung etwas eingehender besprechen. Alle Gefäße, die ich zur Zucht benutzte, wurden einige Zeit, bevor ich die Rhizopoden hineinsetzte, mit Seewasser gefüllt und die Höhe des Wasserstandes durch einen Diamantstrich an der Glaswand bezeichnet und genau eingehalten; außerdem wurde eine Anzahl grüner Algen, meist Siphoneen und viele Diatomeen, hineingebracht, die dann allmählich den Boden und die Wände der Gefäße überzogen. Meist entspann sich ein Kampf zwischen Fäulniserregern und den grünen Algen, und erst wenn sich derselbe zugunsten der letzteren entschieden hatte, wurden die Rhizopoden hineingesetzt. Diese Maßregel ist von großer Wichtigkeit, weil bei gleichzeitigem Ansetzen der Nährorganismen und der Rhizopoden letztere gewöhnlich durch Fäulnis zugrunde gehen.

Es scheint, als ob die Algen nach einmal bestandenem Kampfe mit den Fäulniserregern widerstandsfähiger werden, denn in einmal ausgefaulten Gläsern habe ich niemals wieder Fäulnis eintreten sehen. Es ist sehr zweckmäßig, bei der Untersuchung mariner Rhizopoden stets eine Anzahl derartig gut eingewachsener und mit Nährobjekten reichlich besetzter Gläser

und Uhrschalen vorrätig zu halten, um nötigenfalls Entwicklungsstadien schnell isolieren zu können.

Um einzelne Individuen oder Fortpflanzungsstadien aus den Gefäßen herausnehmen zu können, ohne sie, wie es mit einer Pipette oft leicht geschieht, zu zerstören, wurden die Böden der Zuchtgläser mit kleinen Deckglasstücken dicht belegt, die so groß waren, daß man sie mit einer feinen Pinzette fassen und herausholen konnte. Auf ihnen setzten sich die Rhizopoden dann fest und konnten bequem mit dem Deckglas in andere Gefäße übertragen oder konserviert werden und zwar in natürlicher Lage. — Deckgläser wurden auch als Sporenfalle benutzt. Zu diesem Zweck wurden sie an Fäden geklebt und so in die Aquarien gehängt, daß sie senkrecht einige (2—3) Zentimeter über dem Boden schwebten. Wenn sich dann auf ihnen nach kurzem Hängen junge Rhizopoden anfanden, konnte man annehmen, daß sie im freibeweglichen Schwärmsporenstadium hinaufgelangt seien. Um andere Möglichkeiten auszuschließen, habe ich zwischen dem Deckglas und der Oberfläche des Wassers noch eine horizontal schwebende größere Glasscheibe an dem Faden befestigt in der Weise, daß der Faden durch einen Kork gezogen wurde, der in das zentrale Loch einer etwa 4 cm im Durchmesser großen Glasscheibe gesteckt wurde (ich benutzte hierzu die durchlochte Glasscheibe der feuchten Kammer nach F. E. Schulzes Konstruktion). Hierdurch sollte verhindert werden, daß die Rhizopoden von der Oberfläche des Wassers auf irgend welche Weise zu dem Deckglas gelangten. Um das letztere aber auch beim Hineinsetzen in das Aquarium nicht mit der Wasseroberfläche in Berührung zu bringen, wurde der ganze Apparat in einen breiten Lampenzylinder gebracht, der beim Hineintauchen in das Wasser oben zugehalten und erst unterhalb der Oberfläche geöffnet und entfernt wurde. In derselben Weise wurde beim Herausnehmen der Deckgläser verfahren.

Wo bei der Untersuchung der lebenden Tiere eine starke Quetschung notwendig war, habe ich auch das Zieglersche Durchströmungskompressorium mit Erfolg benutzt.

Zur Konservierung der Trichosphaerien habe ich verschiedene der gebräuchlichen Flüssigkeiten probiert, aber wie bisher bei meinen Rhizopodenstudien auch jetzt gefunden, daß Sublimatlösungen am vortrefflichsten wirken. Besonders erwies sich eine Mischung von konzentrierter wässeriger Sublimatlösung mit absolutem Alkohol im Verhältnis 2 : 1 als vorzüglich zur Fixierung des Plasmas und der Kerne. Häufig wurde noch eine Spur Eisessig hinzugefügt. Doch habe ich auch Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure, Flemmings Chromosmiumessigsäure und Herrmanns Platinchloridosmiumessigsäure häufig angewendet. Letztere Fixierung ergab besonders bei Nachbehandlung mit Holzessig nach von Maehrenthals Angabe für das Studium der feineren Plasmastruktur gute Bilder, doch müssen die Schnitte sehr dünn sein. Ausgewaschen wurde bei Sublimatbehandlung mit 63 prozentigem Jodalkohol, bei Kleinenbergs Flüssigkeit mit 63 prozentigem Alkohol in der Wärme, sonst mit Wasser. Um die Trichosphaerien in natürlicher Lage und mit ausgestreckten Pseudopodien abzutöten, benutzte ich auch die von Bütschli angegebene Methode der Fixierung durch Osmiumdämpfe, doch kam ich durch Übergießen der Deckglaskulturen mit heißem Sublimatalkohol ebenso weit. Die früheren Beobachter unseres Rhizopoden haben am ganzen Tier die Kerne nicht durch Färbung differenzieren können. Auch meine ersten Versuche waren vergeblich; mit Boraxkarmin, Saffranin, Haematoxylin und Brasilin habe ich keine deutliche Kernfärbung erhalten, weil die vielen Inhaltskörper des Plasmas, besonders einzellige Algen, sich ebenso intensiv wie die Kerne färben. Endlich gelang es aber in vorzüglicher Weise mit Grenachers Alaunkarmin; ich erhielt nach einhalbstündiger Färbung und darauf folgendem mehrstündigen Ausziehen in 43 prozentigem Alkohol eine reine Färbung der zahlreichen Kerne. Längeres Verweilen der Objekte in der Farbe lieferte schlechtere Resultate,

weil dann die vorhin erwähnten Inhaltsgebilde mitgefärbt wurden. Eine noch kürzere Färbungszeit gestattet eine im hiesigen Institut gebräuchliche 43prozentige alkoholische Alaunkarminlösung, weil sie schneller eindringt.

Für das Studium des feineren Baus muß man die Trichosphaerien in Schnittserien zerlegen. Die Einbettung erfolgte anfangs in Uhrschalen, später in meinem Mikroaquarium, welches den Vorteil bietet, daß man sehr viele Exemplare auf engem Raume zusammen einbetten kann. In bequemerer Weise erreiche ich dies in neuerer Zeit durch Anwendung einer Zentrifuge. Mehrere hundert Individuen können zugleich behandelt werden, ohne daß man Gefahr läuft, bei den verschiedenen Manipulationen, wie Färbung, Alkoholwechsel, Paraffineinbettung, auch nur ein einziges Tier zu verlieren. Nach der Fixierung werden die Tiere in einen kleinen Glaszylinder (Präparatenglas) gebracht, in dem sie weiter behandelt werden; vor jedem Flüssigkeitswechsel wird zentrifugiert, wodurch die Tiere auf dem Boden des Gläschens dicht zusammengedrängt werden. Nachdem sie mit Paraffin durchtränkt sind, läßt man das Gläschen im Wasser schnell erkalten, wodurch sich das erstere von der Glaswand zurückzieht. Durch Zerschlagen des Zylinders erhält man einen schnittfertigen Paraffinblock, in dem die Trichosphaerien so dicht liegen, wie man es ohne Zentrifuge nicht erreichen kann.

Das Schneiden der Rhizopoden ist bisweilen, wenn zahlreiche spröde Plasma-Einschlüsse vorhanden sind, recht schwierig. Um sehr dünne (1—2 μ) Schnitte zu erhalten, habe ich dann die von Heider angegebene Methode des Überstreichens des Paraffinblocks mit Mastixkollodiumlösung benutzt.

Bei Schnittfärbung gelingt es leicht, mit Alaunkarmin, Boraxkarmin, Cochenilletinktur, Fuchsin, Safranin, Thionin, Kernschwarz gute Färbungen der Kerne zu erhalten. Eine lange Färbung (24—36 Stunden) mit verdünntem Grenacherschen Haematoxylin und Ausziehen mit salzsaurem Alkohol habe ich ebenfalls mit Erfolg angewendet. Sehr schöne Bilder lieferte eine Doppelfärbung mit Methylenblau und Brasilin, wobei ich in folgender Weise verfuhr: die auf Wasser gebrachten Schnitte kommen für 5 Minuten in eine wässerige Methylenblaulösung (konzentriert), werden hierauf gut mit Wasser abgespült und auf einen Tag in Brasilin gebracht. (Die Herstellung der von mir benutzten Brasilinlösung ist früher [96] bereits angegeben.) Nachdem sie einige Stunden in 43 prozentigem Alkohol ausgewaschen sind, werden sie durch die Alkoholstufen auf Xylol gebracht und in Kanadabalsam eingeschlossen. Mit dieser Färbung sind alle Fremdkörper, Fäkalien usw. blau, das Plasma rosa und die Kerne leuchtend rot gefärbt. Es scheint, als ob diese Doppelfärbung Ähnliches leistet, wie die von Rhumbler angegebene Methylgrün-Eosinmischung für andere Rhizopoden. Bei Trichosphaerium habe ich mit dieser Doppelfärbung keine so guten Resultate gehabt, wie bei andern Rhizopoden. Endlich habe ich als vorzügliche Kernfärbung bei Trichosphaerium auch die Benda-Heidenhainsche Eisenhaematoxylinfärbung benutzt.

Als Einschlußmittel wurden außer Kanadabalsam und Dammarharz für bestimmte Zwecke (Studium der Hülle, achromatische Kernsubstanz) auch Glyzerin und essigsaures Kali angewendet.

Zum Auffinden bestimmter Entwicklungsstadien auf Deckglaskulturen und in Schnittserien ist ein verschiebbarer Objekttisch mit Nonien unentbehrlich. Ich benutzte einen solchen von Seibert.

Zur Untersuchung der feinsten Organisationsverhältnisse stand mir ein Zeißscher Apochromat, Ap. 1,30, 2 mm Brw. und die Kompensationsokulare 4—12, für noch stärkere Vergrößerungen das vorzügliche Seibertsche apochromatisch-homogene Immersionssystem, Ap. 1,35, Brw. 2 mm, nebst den Kompensationsokularen 1, 4, 6, 8, 12, 18 zur Verfügung. Als Lichtquelle wurde außer Tageslicht Gasglühlicht, und für die stärksten Vergrößerungen Zirkonlicht benutzt.

Kurze Übersicht der Organisation und des Zeugungskreises von Trichosphaerium Sieboldi Schneider.

Trichosphaerium sieboldi ist ein mariner Rhizopode, der im Schlamm und auf Algen in der littoralen Zone weit verbreitet lebt. Er besitzt kugelige oder ganz unregelmäßige Gestalt und ist nur äußerst langsamer, aber trotzdem bedeutender Formveränderungen fähig. Wie zahlreiche Foraminiferen zeigt auch dieser Organismus die Erscheinung des sogenannten Dimorphismus, d. h. er tritt in zwei Formen auf, die in den meisten Charakteren übereinstimmen, in einigen aber voneinander abweichen und besonders einer andern Art der Fortpflanzung ihren Ursprung verdanken.

Was bei den Foraminiferen wahrscheinlich, indessen noch nicht bewiesen ist, gelang mir hier sicher nachzuweisen, nämlich die Zugehörigkeit beider Formen zu einem Zeugungskreise.

Die beiden Formen übereinstimmend zukommenden Bauverhältnisse sind folgende: 1. Die Kernverhältnisse; beide sind während des vegetativen Lebens vielkernig, der feinere Bau der Kerne stimmt ebenfalls überein; die Kernvermehrung erfolgt durch eine Art primitiver Mitose, und zwar teilen sich stets alle Kerne gleichzeitig, so daß die Zahl derselben mit einem Male verdoppelt wird. 2. Die Pseudopodien sind lang, dünn, fadenförmig, am Ende abgerundet, sie führen nutierende Bewegungen aus, dienen aber weder zur Locomotion, noch vermitteln sie die Nahrungsaufnahme, sondern scheinen nur als Tastorgane zu funktionieren. Die äußerst träge Bewegung der Organismen erfolgt durch langsames Dahinfließen der Sarkode, die Nahrungskörper werden durch Umfließen aufgenommen.

Der Hauptunterschied der beiden Formen, der sie auch äußerlich leicht kenntlich macht, besteht in den Hüllbildungen. Der Weichkörper ist bei beiden mit einer weichen, gallertigen Hülle allseitig umgeben. Bei der einen ist nun diese Hülle dicht mit kurzen, radiär stehenden Stäbchen aus kohlensaurem Magnesium besetzt (das Trichosphaerium der Autoren), während sie bei der anderen nackt bleibt. Die Hülle ist mit besonders differenzierten, persistenten Öffnungen für den Durchtritt der Pseudopodien versehen, die bei beiden Formen kleine Verschiedenheiten zeigen. Beide Formen können sich während ihres vegetativen Lebens durch einfache Zweiteilung-Knospung oder Zerfall in viele Teilstücke vermehren, doch sind diese Teilstücke stets mehrkernig und weichen in ihrem Bau nicht von dem Muttertier ab.

Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die stäbchenführende Form innerhalb der Hülle in zahlreiche, einkernige Teilstücke, die nach der Zerstörung der Hülle als kleine Amoeben auswandern und sich, ohne Stäbchen zu bilden, zu Individuen der zweiten Form entwickeln. Um der leichteren Darstellung willen belege ich die Formen mit besonderen Namen[1]). Die stäbchenführende Form mag, weil sie durch einfache Zerspaltung ihre Sprößlinge liefert, Schizont, der Vorgang Schizogonie heißen. Die aus den Teilungsprodukten sich entwickelnden Individuen bilden am Ende ihres vegetativen Lebens andersartige Fortpflanzungskörper, nämlich mit zwei Geißeln versehene Schwärmer. Wegen dieser Sporulation nenne ich diese Form Sporont, den Vorgang Sporogonie, die Produkte Sporen. Weil sie Geißeln besitzen, wird man von Schwärmsporen (im Gegensatz zu Dauersporen) sprechen. Je zwei von verschiedenen Individuen stammende Schwärmsporen können sich durch Kopulation vereinigen. Sie entwickeln sich nach

[1]) Die ich einer anregenden Diskussion mit Herrn Geh.-Rat F. E. Schulze verdanke.

Abwerfen der Geißeln und Verschmelzung der beiden Kerne unter Ausbildung einer Stäbchenhülle zu Schizonten. Die kopulierenden Schwärmsporen kann man als Gameten bezeichnen.

Das Schema auf Taf. VII verdeutlicht leichter als viele Worte den Zeugungskreis von Trichosphaerium, der sich durch den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generation als echter Generationswechsel dokumentiert. In den folgenden Kapiteln soll zunächst der Weg, der zu diesem Resultate geführt hat, eingehend geschildert werden, und hieran wird sich eine genaue Darstellung der feineren und feinsten Bauverhältnisse des Trichosphaerium schließen.

Der Zeugungskreis von Trichosphaerium.

1. Die Schizonten. Die Form des Trichosphaerium, welche den meisten bisherigen Beobachtern allein bekannt war, ist das Schizontenstadium. Dies ist nicht wunderbar, weil die anderen Stadien unseres Rhizopoden viel weniger auffallend sind als dieses. Schon mit bloßem Auge kann man diese verhältnismäßig großen Formen (sie können einen Durchmesser von 2 mm erreichen) auf Algen oder an der Glaswand des Aquariums erkennen. Bei durchfallendem Licht erscheinen sie sehr dunkel wegen des starken Lichtbrechungsvermögens der Stäbchen, welche sich auf der Gallerthülle befinden, und wegen der zahlreichen dunkeln Einschlüsse des Weichkörpers (Fig. 1 Taf. VIII). Nur die Pseudopodienöffnungen machen sich als helle Flecke bemerkbar. Bei auffallendem Licht reflektieren die kristallähnlichen Hüllenstäbchen das Licht so stark, daß die Tiere weiß erscheinen (Fig. 2 Taf. VIII) und nur die Pseudopodienöffnungenals schwarze Löcher hervortreten.

Die fadenförmigen Pseudopodien, die nach allen Seiten ausgestreckt werden können, führen fortwährend drehende und tastende Bewegungen aus, niemals aber kann man beobachten, daß dieselben irgend ein Nahrungsobjekt festhalten oder dasselbe umfließen, wie es bei den meisten Rhizopoden der Fall ist. Vielmehr wenn sie einen Fremdkörper, eine Diatomee oder Fadenalge zufällig berühren, so ziehen sie sich sofort von demselben zurück und setzen ihre Drehbewegung nach anderer Richtung fort.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Amoeben durch Umfließen seitens des Weichkörpers. Wenn der Organismus auf seinen Wanderungen auf einen Fremdkörper stößt, so bleibt der letztere zwischen den Stäbchen an der klebrigen Gallerte der Hüllschicht haften; langsam wälzt sich nun der Weichkörper weiter und drückt so, indem er wie eine zähe Teigkugel darüber fließt, den Fremdkörper durch die Gallerthülle hindurch in das Plasma hinein. Auf diese Weise kann das Tier selbst sehr große Objekte, wie lange Fadenalgen (vgl. Fig. 1 Taf. VIII), sich einverleiben. Die Pseudopodienöffnungen wären viel zu eng, um als Eingangspforte für die Fremdkörper zu dienen, welche man im Innern des Weichkörpers findet, wie schon Gruber richtig erkannt hat. Die hier geschilderte Nahrungsaufnahme haben aber merkwürdigerweise die Autoren noch nicht gesehen, obwohl sie in meinen Kulturen sehr leicht zu beobachten war, weil sie außerordentlich langsam erfolgt. Auf Siphoneenrasen findet man z. B. kaum ein Individuum, bei dem nicht ein oder zwei Algenfäden zur Hälfte aus dem Weichkörper noch herausragen; beobachtet man nun das Hineinziehen der Fäden, so kann man oft mehrere Stunden warten, bis sie ganz von der Außenwelt verschwunden sind. Um ein so kleines Stückchen, wie es in Fig. 1 Taf. VIII herausragt, ganz hineinzuziehen, braucht das Tier gut eine Stunde. Bei dieser Langsamkeit ist es erklärlich, daß Trichosphaerium meist nur Pflanzen oder festsitzende Tiere frißt. Bewegliche, wie Infusorien, Flagellaten, Copepoden usw.,

kann es nicht fangen. Doch verschmäht es dieselben nicht, wenn man sie ihm tot vorwirft; so habe ich zu bestimmten Zwecken (vgl. das Kapitel über die Exkretkörner) Trichosphaerien nur mit zerquetschten Copepoden ernährt, und sie gediehen sehr gut dabei. Trichosphaerium scheint demnach alles zu fressen, was ihm in den Weg kommt.

Nachdem wir gesehen, daß die Pseudopodien nicht bei der Nahrungsaufnahme behilflich sind, wäre es noch möglich, daß sie zur Locomotion dienen. Dies ist aber ebensowenig der Fall, wie man sich leicht durch die Beobachtung überzeugt. Bei der Bewegung drehen sich die sämtlichen Pseudopodien ungestört weiter, und sie dokumentiert sich nur durch langsame Gestaltveränderungen des Körpers. Sie erfolgt durch Vorwärtsfließen des Plasmas. Aber wenn die Nahrungsaufnahme schon langsam erfolgte, so kann man die Bewegung als Prototyp der Langsamkeit betrachten. Es ist daher schwer, sie mit dem Auge zu verfolgen; leichter gelingt es mit Hilfe des Zeichenprismas, und habe ich nach vielen Messungen eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 10 μ in der Minute ausgerechnet. Ich kenne keinen Rhizopoden, der ähnlich langsame Bewegungen ausführt. Selbst die ungewöhnlich trägen Labyrinthuleen erreichen eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 20 μ in der Minute.

Diese Trägheit des Trichosphaerium ist für das Studium der Lebensgeschichte außerordentlich günstig, sie ermöglicht es, die verschiedenen Entwicklungsstadien gut im Auge zu behalten, erfordert aber auch größere Geduld, als es bei anderen Organismen mit lebhafteren Lebensäußerungen notwendig ist.

Die einzige bisher beobachtete Fortpflanzungsart unseres Organismus ist die Teilung. Schon Schneider [78] und später Gruber [83] haben eine Längsstreckung und Durchschnürung des Tieres beschrieben. Auch in meinen Kulturen konnte ich diese Vermehrungsweise häufig beobachten. Die weiche Gallerthülle, die auch sonst allen Gestaltveränderungen des Weichkörpers folgt, wird bei der Teilung des letzteren einfach mit durchgeschnürt. Die beiden Teilstücke sind nicht immer gleich groß, und lassen sich alle Übergänge bis zur Abschnürung einer winzigen Knospe auffinden. Aber nicht nur in zwei, sondern in drei, vier und mehr Teile kann der Organismus sich zerschnüren. Ein Blick auf die Figuren 2—5 der Tafel VIII zeigt, wie mannigfaltige Teilungstadien vorkommen. Da findet sich Durchschnürung in zwei gleiche Teile (Fig. 3*a*), zwei ungleiche (Fig. $3a_1$), in drei (Fig. 2, 3*b*, $3b_1$), in vier (Fig. 3*c*), in fünf (Fig. 3*d*) und in zahlreiche (Fig. 3*e*, 4, 5) Stücke.

Vor dem Zerfall in viele Teilstücke wird die Gestalt der Tiere ganz unregelmäßig lappig und buckelig (Fig. 4, Taf. VIII). Die einzelnen Fortsätze strecken sich in die Länge und werden durch ringförmige Einschnürungen in eine Reihe von Segmenten zerlegt, die sich dann allmählich voneinander lösen (Fig. 5, Taf. VIII). Der ganze Teilungsprozeß verläuft außerordentlich langsam. Einige Beispiele können dies erläutern. Die Figuren 4 und 5 sind zwei aufeinander folgende Stadien desselben Individuums. Die Figur 5 wurde erst am zehnten Tage nach Fig. 4 gezeichnet, und erst nach weiteren sechs Tagen war das Tier in die 26 schon in Fig. 5 erkennbaren Teilstücke zerfallen. Bisweilen geht es etwas schneller, so konnte ich an einem 1,5 mm großen Exemplar den Zerfall in 35 Teilstücke innerhalb einer Woche verfolgen. Schon am vierten Tage, nachdem die Gestaltveränderung begonnen hatte, markierten sich die einzelnen Segmente deutlich. Beim Zerfall der letzteren lösen sich nicht alle gleichzeitig voneinander; an einzelnen Stellen lösen sich einzelne Teilstücke ab, während an anderen ganze Komplexe abgeschnürt werden, die erst später zerfallen, wie dies auch schon in Fig. 5 zu erkennen ist. Durch diese Art der Vermehrung finden die merkwürdigen Fraßstellen der Trichosphaerien ihre Erklärung. Schon Noll [92] hatte beobachtet, daß diese Rhizopoden aus dem Algen-

filz an der Glaswand der Aquarien kreisförmige Löcher ausfressen, vermochte aber die Erscheinung nicht zu erklären. Bei Calcituba habe ich ganz Ähnliches (1895) beobachtet und nachgewiesen, daß es durch den Zerfall eines großen, sternförmigen Individuums in viele Tochtertiere, die in radiärer Richtung sich weiter teilen, bedingt ist. Ganz dieselbe Ursache hat die Erscheinung auch hier.[1])

Fig. 6 Taf. VIII stellt zwei Fraßstellen des Trichosphaerium bei ganz geringer Vergrößerung (etwa 2:1) dar. In einer kreisförmigen Stelle ist die Glaswand des Aquariums ganz von dem sie bedeckenden Filzwerk von braunen Algen und Diatomeen gesäubert. In der Mitte sitzen nur ganz vereinzelte Trichosphaerien, während sie am Rande dicht gehäuft sind. Ebenso wie bei Calcituba kann man die weitere Ausdehnung der Fraßstellen mit Hilfe des Horizontalmikroskops leicht beobachten; auch die erste Entstehung ist nicht schwer zu eruieren. Wenn ein einzelnes Individuum auf eine unversehrte Stelle des Diatomeenrasens gesetzt wird, so verzehrt es zuerst seine Unterlage; hierdurch entsteht ein kleines Loch im Algenfilz. Infolge der guten Ernährung nimmt das Tier Sternform an (wie in Fig. 5 oder links unten Fig. 6 Taf. VIII), um sich zur Vielteilung anzuschicken. Schon hierbei wird die Lücke erweitert. Bei der Trennung der Teilstücke voneinander finden sie natürlich gute Nahrung nur noch in rädiärer Richtung. Sie teilen sich wieder und erweitern auf diese Weise immer mehr den Kreis.

Die Zeit, in welcher ein Kreis, wie er in Fig. 6 Taf. VIII oben gezeichnet ist, entsteht, beträgt ungefähr zwei bis drei Monate.

Nach dieser kleinen biologischen Abschweifung kehren wir zum Teilungsprozeß zurück. Die vegetativen Tätigkeiten werden bei dieser Art der Fortpflanzung nicht unterbrochen, der Organismus frißt und verdaut ruhig weiter. Auch bei der Untersuchung fixierter und gefärbter Teilungsstadien ergibt sich, daß im Innern keine Veränderungen gegenüber dem Ruhezustand eingetreten sind. Die Kerne, die stets in großer Anzahl vorhanden sind, befinden sich im Ruhezustande. Die Kernvermehrung ist ganz unabhängig von der Vermehrung der Individuen durch Teilung, kurz, die Organismen befinden sich im vegetativen Zustande, weshalb ich diese Art der Schizontenvermehrung gegenüber der Schizogonie als vegetative bezeichnen möchte. Bei längerem Leben in der Gefangenschaft scheint diese Art der Vermehrung die einzige Art der Fortpflanzung des Trichosphaerium zu sein. In alten, mehrjährigen Kulturen habe ich die Schizogonie und Sporogonie nicht beobachtet. Ob dies eine Folge der langen Inzucht ist, läßt sich schwer sagen. Im freien Meere habe ich übrigens nur selten Stadien der einfachen vegetativen Vermehrung beobachtet, dort fanden sich meistens nur Stadien der Schizogonie und Sporogonie. Vielleicht ist die überaus häufige vegetative Teilung ein durch die reiche Ernährung in der Gefangenschaft veranlaßter, nicht normaler Vorgang, den man als eine Art von Hypertrophie bezeichnen kann (vgl. das Schema Taf. VII).

Wie erwähnt, sind die Schizonten während ihres vegetativen Lebens stets vielkernig (Fig. 1 Taf. X). Die Vermehrung der Kerne während des Wachstums der Tiere erfolgt durch Mitose, die später eingehend geschildert werden soll. Stets teilen sich alle Kerne gleichzeitig (Fig. 2 Taf. X), und wird hierdurch die Zahl derselben natürlich mit einem Male verdoppelt. Dies Verhalten zeigen die Kerne in allen Entwicklungsstadien des Trichosphaerium (vgl. das Schema auf Tafel VII) und ist die Art der Kernteilung stets die gleiche. Genauere Angaben über die Kernverhältnisse werden an anderer Stelle gegeben werden.

---

[1]) Vielleicht auch bei Trichoplax adhaerens. Wie Herr Geh.-Rat Prof. Schulze mir mündlich mitteilte, bringt dieser Organismus ähnliche Fraßstellen hervor.

Bevor ich zur Besprechung der Schizogonie übergehe, will ich noch kurz erwähnen, daß die Schizonten bei sehr ungünstigen Lebensbedingungen in den Cystenzustand übergehen können. Mit der Fortpflanzung ist dieser Vorgang nicht in Beziehung zu bringen. Ich habe ihn nur selten beobachtet, in Aquarien scheint er überhaupt nicht vorzukommen, nur im Meere fand ich einige Male die Cysten an Stellen, die bei der Ebbe trocken gelegt waren. Bei der Encystierung werden aus dem Weichkörper alle Fremdkörper herausbefördert. Das Plasma kontrahiert sich zu einem Klümpchen, das innerhalb der Gallerthülle sich mit einer dünnen Cystenhaut umgibt. Mit der Verdichtung des Weichkörpers geht das Auftreten zahlreicher, stark lichtbrechender Körnchen im Plasma Hand in Hand. Bei der fertigen Cyste erfüllen sie das Plasma vollständig (Fig. 9 Taf. X). Sie dürften als dotterartige Reservestoffe gedeutet werden, wie sie sich bei der Encystierung der Protozoen fast stets finden. Die Kerne sind ebenso wie das Plasma sehr kompakt und stark färbbar (Fig. 9, 10 Taf. X). Leider standen mir nur wenige Cyten zur Verfügung, und konnte ich daher keine ausgedehnteren Beobachtungen über dieselben machen. Ich brachte zwei Cysten isoliert in eine Kristallisierschale mit reinem Meerwasser. Aus der einen hatte sich nach fünf Tagen ein gewöhnlicher, normaler Schizont entwickelt, der die Gallerthülle wieder vollständig ausfüllte. Statt der sonst reichlich vorhandenen Inhaltsgebilde des Weichkörpers war derselbe mit großen Flüssigkeitsvacuolen durchsetzt. Die andere Cyste entwickelte sich nicht, sondern ging schließlich zugrunde. Meine Versuche, durch Verdunstenlassen des Meerwassers die Trichosphaerien in den Aquarien zur Encystierung zu zwingen, gelangen nicht. Die Tiere vertragen eine außerordentliche Steigerung des Salzgehaltes; selbst wenn bis zu einem Viertel die Flüssigkeit in den Kulturgefäßen verdunstet war, lebten die meisten Individuen noch, beim weiteren Verdunsten gingen aber schließlich stets alle zugrunde, anstatt sich zu encystieren.

2. Die Schizogonie. Gruber [83] beschreibt am Schlusse seiner Trichosphaerium-Arbeit einen Rhizopoden, der in allen Punkten mit Trichosphaerium übereinstimmt, nur der Umstand, daß die Stäbchen auf der Hülle fehlen, läßt ihn von diesem unterscheiden. Er fand diesen Organismus in seinen Aquarien mit den gewöhnlichen Trichosphaerien vermischt vor und sprach bereits die Vermutung aus, daß es nur ein anderer Zustand von Trichosphaerium wäre.

Auch in meinen Kulturgläsern fanden sich stets stäbchenlose Individuen in beträchtlicher Anzahl neben den stäbchenführenden vor. Bald überwog die eine, bald die andere Art an Zahl. Um nun den Zusammenhang der beiden Formen kennen zu lernen, fing ich zuerst die stäbchenbesetzten Individuen in großen Mengen aus den Aquarien heraus und isolierte sie in einer an Nahrung reichen Glasschale; schon nach zwei Wochen konnte ich die nackten Formen auftreten sehen. Um die Tiere unter den Augen zu behalten, isolierte ich wenige stäbchenführende in einem gut mit Diatomeen besetzten Mikro-Aquarium und kontrollierte nun die an Zahl bekannten Individuen täglich. Da fand ich eines Tages zu meiner großen Überraschung an der Stelle, wo tags zuvor ein Individuum noch gesessen hatte, einen grosen Haufen winziger, kugeliger Amoeben, die zum Teil schon Pseudopodien ausstreckten, die vollständig den Charakter der Trichosphaerium-Scheinfüßchen besaßen. Nach kurzer Zeit konnte man auch auf der Oberfläche des Weichkörpers eine feine Hülle unterscheiden, kurz, es war klar, daß es die jüngsten Stadien der stäbchenlosen Form waren. Lange Zeit habe ich mich aber vergeblich bemüht, die Schizogonie direkt zu beobachten, bis ich auf den Gedanken kam, die Tiere auch nachts zu untersuchen. Und in der Tat stellte es sich heraus, daß diese Art der Fortpflanzung, wie die Vermehrung verschiedener anderer von mir untersuchter Protozoen, nur während der Nacht stattfindet. Seit dieser Entdeckung habe ich dann den ganzen Teilungsvorgang wiederholt

beobachten können. Er begann gewöhnlich erst gegen Mitternacht, bisweilen noch später; vom Eintritt der Dunkelheit bis zu dieser Zeit finden die Vorbereitungen zur Teilung statt. Die letzteren bestehen in einer Reinigung des Plasmas von allen Fremdkörpern. Kernveränderungen finden nicht statt; das Plasma selbst wird gröber vacuolisiert, als während des vegetativen Zustands. Das vielkernige Individuum zerfällt in so viele kuglige Teilstücke, als Kerne vorhanden sind; jedes Tochtertier ist also einkernig, wie man auf dem in Fig. 9 Taf. VIII gezeichneten Schnitt durch einen in Schizogonie begriffenen Schizonten erkennt. Der Vorgang erinnert sehr an die sogenannte Embryonenbildung, welche ich (1893 usw.) bei Foraminiferen beobachtet habe, doch ist es schwierig, den Beginn der Teilung, die außerordentlich langsam vor sich geht, zu beschreiben. Der Prozeß spielt sich nicht etwa nach Art der Furchung ab, indem der Weichkörper erst in zwei, dann in vier usw. Teilstücke zerfällt. Ganz unmerklich wird der Weichkörper unter der Gallerthülle bucklig und höckrig. Die letztere wird offenbar am Ende des vegetativen Lebens zäher und folgt nicht mehr den Gestaltveränderungen des Plasmas. Die einzelnen Plasmabuckel erheben sich immer mehr und schließlich löst sich bald hier, bald da einer von dem benachbarten als Kugel ab, bis der ganze Inhalt der Hülle in die kugligen Sporogone aufgeteilt ist; ein Rest bleibt nicht übrig. Ebenso langsam, wie sich der Weichkörper gespalten hat, trennen sich auch die jungen Sprößlinge voneinander. Fig. 7 und 8 Taf. VIII stellen zwei ohne weiteres verständliche Stadien der Auswanderung der Sporogone dar. Die Gallerthülle der Mutter wird hierbei vollständig zerstört, weil sie nach allen Richtungen zugleich auseinander gehen; die Stäbchen der Hülle werden, zu kleineren und größeren Paketen verklebt, überall hin verstreut. Die jungen Sporogone bilden gleich nach dem Auswandern die charakteristischen, tastenden Pseudopodien und scheiden nach kurzer Zeit eine zarte Gallerthülle ab, die von den Scheinfüßchen anfangs einfach durchbrochen wird; erst später beim weiteren Wachstum werden persistierende Öffnungen in der Hülle differenziert. Die mehrere Tage einkernigen Sporogone entwickeln sich somit zu Sporonten, indem sich der Kern erst in zwei, dann die beiden Tochterkerne gleichzeitig wieder in je zwei teilen usw. Bei diesen jungen Sporonten kann man die Kerne recht gut im Leben erkennen, wie z. B. Fig. 10 Taf. VIII (ein achtkerniges Individuum) demonstrieren kann. Fig. 11 zeigt schon einen fertigen Sporonten mit dunkeln Inhaltsgebilden (Sterkomen). Stäbchenführende Formen bilden also durch Schizogonie die stäbchenlosen, welche ich, solange sie noch einkernig sind, Sporogone, vom Moment der Kernvermehrung ab Sporonten genannt habe.

3. Die Sporonten. Bezüglich dieser Formen kann ich mich kurz fassen. In der Ernährung, Bewegung und den Kernverhältnissen stimmen sie vollkommen mit den Schizonten überein. In derselben Weise kann auch hier während der vegetativen Periode durch Einschiebung der reproduktiven Tätigkeit die Zahl der Individuen vermehrt werden. Die Zwei- und Vielteilung dieser vegetativen Vermehrung unterscheidet sich nicht von den vorher geschilderten Vorgängen bei der entsprechenden „Vervielfältigung“ der Schizonten. Wie wir bei den Schizonten gesehen haben, können dieselben sich encystieren. Bei den Sporonten habe ich dies nie gefunden. Dafür besitzen sie aber eine andere Fähigkeit, welche die Schizonten nicht aufweisen, sie können sich nämlich zu großen Verschmelzungsprodukten plastogamisch vereinigen. Bis zu zehn Individuen habe ich so vereinigt gesehen, und können diese Syncytien eine Ausdehnung von $^1/_2$ cm erreichen. Fig. 2 Taf. IX zeigt eine solche Gruppe plastogamisch verbundener Individuen; bei einigen derselben sind die trennenden Gallerthüllen noch erhalten, bei anderen kommuniziert schon das Plasma mit dem des benachbarten, nachdem die Gallerthülle an der Berührungsstelle gelöst ist; unten links macht sich zwischen zwei Tieren noch eine feine Grenzlinie bemerkbar,

während die Hülle bereits verschwunden ist. Das Plasma bleibt innerhalb der Syncytien individuell gesondert und wird nicht durch Strömungen in dem Verbande durcheinander gerührt. Hiervon kann man sich leicht durch die Konservierung und Färbung der Tiere überzeugen. Man bemerkt dann, daß die äußerlich nicht mehr zu sondernden Individuen durch ihre Kernverhältnisse scharf zu trennen sind. In einem Individuum sind stets alle Kerne im gleichen Stadium, und kann man durch Auffindung verschiedener Stadien die Grenze zwischen zwei Individuen recht scharf ziehen, besonders leicht, wenn eines der verschmolzenen Tiere in Kernvermehrung begriffen ist, während das benachbarte ruhende Kerne besitzt, wie Fig. 2 Taf. XI es ohne weiteres zeigt. In dem unteren Individuum sind alle Kerne im Stadium der Äquatorialplatte.

4. Die Sporogonie. Die Beobachtung der Sporenbildung bot nach meinen Erfahrungen an Hyalopus und den Foraminiferen keine großen Schwierigkeiten, am leichtesten und häufigsten habe ich sie im Mikro-Aquarium beobachten können, sie findet in beliebiger Tages- oder Nachtzeit im Gegensatz zur Schizogonie statt. Die ersten Anzeichen, daß ein Sporont sich zur Sporenbildung anschickt, äußern sich in der Einziehung der Pseudopodien und in einer Reinigung des Plasmas von allen Fremdkörpern. Während dieses Prozesses wird der Weichkörper allmählich immer gröber vacuolisiert und treten in ihm kleine, stark lichtbrechende Körnchen in großer Menge auf. Auf diesem Stadium befindet sich der in Fig. 3 Taf. IX abgebildete Sporont. Durch Konservierung solcher Stadien überzeugt man sich, daß eine lebhafte Vermehrung der Kerne stattfindet, die hierbei immer kleiner werden (Fig. 3 Taf. XI) und schließlich in ungemein großer Zahl den Weichkörper erfüllen. Wie Fig. 4 Taf. XI, welche ein Individuum unmittelbar vor der Sporulation zeigt, lehrt, sind die Kerne in einschichtiger Lage um die einzelnen Vacuolen radiär angeordnet, ein außerordentlich merkwürdiges Bild für ein Protozoon, es erinnert lebhaft an manche Metazoengewebe. Der ganze Weichkörper zerfällt nun in zahlreiche größere Kugeln, die dann erst in die Sporen sich auflösen (Fig. 4 Taf. IX), welche, mit zwei Geißeln versehen, lebhafte drehende und kugelnde, ziemlich ungeschickte Bewegungen ausführen und schließlich nach Durchbruch der Gallerthülle ausschwärmen (Fig. 5 Taf. IX). Wie die genauere Untersuchung lehrt, sind die kugeligen Körper, in welche der Weichkörper zunächst zerfällt, blastulaähnliche Hohlkugeln (Fig. 5 Taf. XI). Die Entstehung der Kugeln aus dem in Fig. 4 Taf. XI gezeichneten Stadium ist ohne weiteres verständlich. Die Geißeln der Sporen werden innerhalb der Hohlkugeln gebildet (Fig. 5 Taf. XI); durch ihre lebhaften Bewegungen werden die einzelnen die Wand bildenden Sporogone schließlich auseinander getrieben.

Die fertigen Schwärmsporen (Fig. 6 Taf. IX und Taf. XI) besitzen kugelige oder ovale Gestalt und sind ziemlich groß (bis 8 μ Durchmesser). Das ziemlich stark lichtbrechende Plasma enthält den Kern, eine Anzahl glänzender Körnchen und stets eine größere Vacuole, an der aber keine Pulsationen wahrzunehmen sind. An dem bei der Bewegung nach hinten gerichteten Ende, das häufig in eine kleine Spitze ausgezogen ist, befinden sich zwei gleich lange Geißeln. Die ganze Gestalt und auch der Bau der Spore erinnert sehr an die Schwärmer, welche ich bei Hyalopus beobachtet habe (vgl. Textfigur).

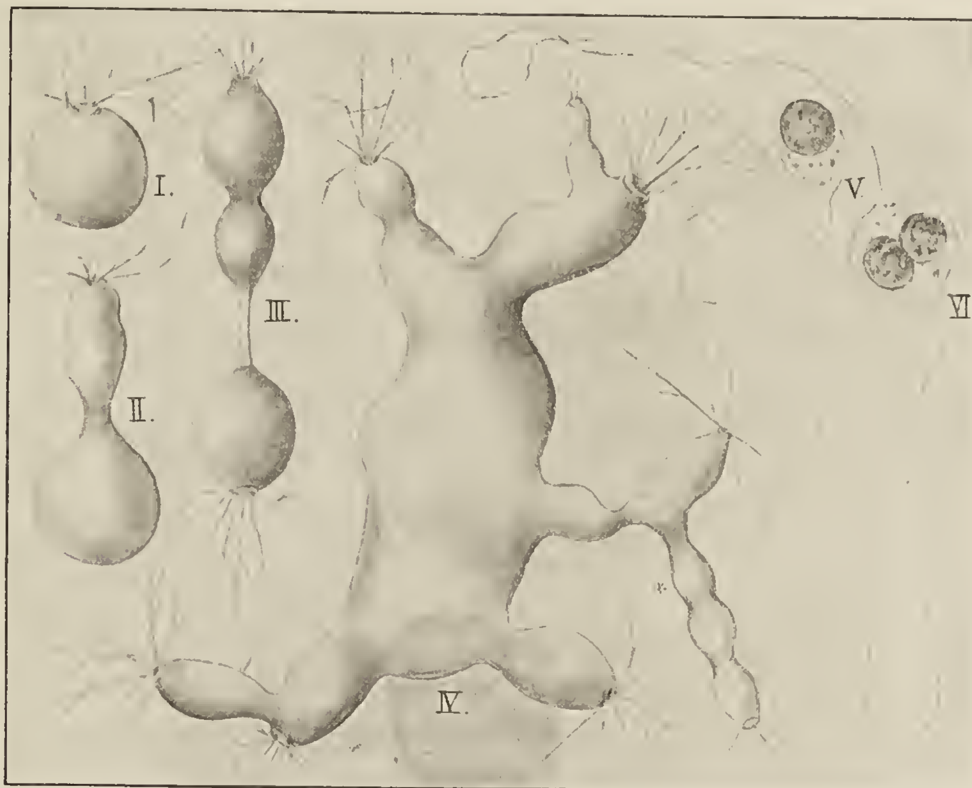
Die Schwärmsporen verschiedener Sporonten zeigten niemals besondere Verschiedenheit in der Größe oder im Bau der Kerne, es werden bei Trichosphaerium nur Isosporen gebildet. Die Sporen, die nicht zur Kopulation gelangen, gehen bald zu Grunde, was meistens der Fall ist, weil niemals die aus demselben Individuum stammenden Sporen kopulieren und man zwei gleichzeitig sporulierende Sporonten selten dicht nebeneinander findet.

5. Die Kopulation. Daß die Schizonten aus den Sporen entständen, war mir schon am Anfang meiner hierauf bezüglichen Beobachtungen wahrscheinlich, weil ich junge Schizonten

auf der Deckglas-Sporenfalle, die ich früher (S. 154) beschrieben habe, fand. Doch gelang es mir nur durch einen glücklichen Zufall, die zwischen diesen beiden Stadien sich abspielenden Vorgänge kennen zu lernen.

In einem meiner Kulturgefäße befanden sich zahlreiche große Siphoneen. Mit Vorliebe fraßen sich die Trichosphaerien in das Innere dieser Pflanzenschläuche hinein und vermehrten sich sehr lebhaft unter den günstigsten Lebensbedingungen, so daß sie zu einer epidemischen Krankheit wurden, an der die Siphoneen schließlich sämtlich zugrunde gingen. Für die Beobachtung waren diese mit Trichosphaerien erfüllten Algenschläuche sehr günstige Objekte, gewissermaßen natürliche Mikro-Aquarien.

Durch Zufall fanden sich nun in einem dieser Schläuche, gerade während der Untersuchung, zwei dicht beieinander liegende Sporonten zugleich in den Vorbereitungsstadien zur Sporogonie, und konnte ich bei denselben sehr leicht die Kopulation der Schwärmer und die Weiterentwicklung der Copulae direkt erfolgen. Dies gelang mir auf ähnliche Weise noch öfters, und konnte ich auch die einzelnen Stadien konservieren. Der ganze Prozeß von dem Beginn der Verschmelzung bis zur vollendeten Karyogamie dauert ungefähr sechs Stunden. Nach weiteren zwölf Stunden beginnt bereits die Ausbildung der Schizontenhülle.



I. Hyalopus dujardinii mit einer Mündung. II. Hyalopus dujardinii in Zweiteilung begriffen. III. Hyalopus dujardinii mit zwei Mündungen in Dreiteilung begriffen. IV. Hyalopus dujardinii mit acht Mündungen; die Arme können sich ablösen und zu neuen Individuen werden — ✻ ein gegliederter Armfortsatz, derselbe zerfällt später nach der Ablösung in drei Teile. V. Schwärmspore von Hyalopus. VI. Zwei copulierte Schwärmer.

Figg. I—IV vergr. ca. 45 : 1. Figg. V und VI vergr. ca. 1600 : 1.

Fig. 7—12 Taf. IX zeigt die Stadien der Kopulation nach dem Leben, Fig. 7—9 Taf. XI nach Präparaten.

Die Schwärmsporen verschmelzen mit den Vorderenden, wobei dieselben bei Annäherung der beiden Schwärmer häufig in Spitzen ausgezogen sind (Fig. 7 Taf. IX und XI). Interessant zu beobachten ist es häufig, daß die Sporen vor dem Verschmelzen gewissermaßen miteinander zu spielen scheinen; sie nähern sich, stoßen aneinander, stoßen sich wieder ab, drehen sich mehrmals umeinander, um dann erst zusammenzukleben. In anderen Fällen konnte ich allerdings auch beobachten, daß zwei Sporen von entgegengesetzten Seiten mit beschleunigter Geschwindigkeit direkt aufeinander zukugelten und sofort verklebt waren. Nachdem die vereinigten Sporen kurze Zeit ungeschickt umhergerollt sind, werden die schlängelnden Bewegungen ihrer Geißeln langsamer, bis dieselben plötzlich abgebrochen werden; fast gleichzeitig lösen sich alle vier Geißeln von der Copula, führen noch einige Bewegungen aus und zerfallen dann in eine Körnchenreihe. In der Copula sind die Kerne auch im Leben recht gut zu erkennen. Dieselben nähern

sich beim weiteren Fortschreiten der Verschmelzung, legen sich schließlich aneinander und verschmelzen vollständig (Fig. 10—12 Taf. IX, Fig. 8—9 Taf. XI). Irgend eine Andeutung, daß auf diesen Stadien eine Reduktion des Chromatins, durch Ausstoßung von Reduktionskörpern, wie bei den Heliozoen, stattfindet, konnte ich nicht bemerken. Da man die Kerne sehr deutlich auch am lebenden Tier sieht, kann nicht gut ein derartiger Vorgang der Beobachtung entgangen sein. Obwohl ich selbst davon überzeugt bin, daß auf irgend einem Stadium der Entwicklung eine Chromatinreduktion stattfinden wird, konnte ich leider trotz sorgfältiger Untersuchung niemals auch nur irgend eine Kernveränderung entdecken, welche eine Andeutung für eine Reduktionsteilung des Kerns bieten konnte. Der Durchmesser der Copula wird durch Aufnahme von Flüssigkeit sehr vergrößert (Fig. 9—12).

Die Weiterentwicklung der Copula zum ausgebildeten Schizonten ist nun sehr einfach. Die Kernvermehrung findet in derselben Weise wie bei den jungen Sporonten statt (Fig. 10, 11 Taf. XI). Die anfangs durchsichtige Gallerthülle wird schnell trübe und erscheint bei auffallendem Licht weißlich. Es treten in ihr zahlreiche glänzende Körnchen auf (Fig. 14 Taf. IX), die sich in radiären Reihen anordnen (Fig. 15 Taf. IX) und beim Dickerwerden der Gallerthülle zu den typischen Hüllstäbchen der Schizonten verschmelzen. Hiermit sind wir beim Ausgangspunkt unserer Betrachtungen angelangt und ist der Zeugungskreis geschlossen. An Stelle einer Zusammenfassung desselben in wenige Worte, kann ein Blick auf Tafel VII denselben besser rekapitulieren. — Im Vorhergehenden sind die Organisationseigentümlichkeiten unseres Rhizopoden nur beiläufig erwähnt, soweit sie für die Entwicklung charakteristisch waren, im folgenden sollen dieselben eingehender besprochen werden.

Der feinere Bau von Trichosphaerium.

I. Die Hülle.

Während des größten Teiles seines Lebens ist Trichosphaerium, wie wir gesehen haben, mit einer Hülle allseitig umgeben. Die Verschiedenheiten, welche dieselbe in den einzelnen Entwicklungsstadien aufweist, sind bereits bei Schilderung des Zeugungskreises besprochen worden. Der auffallendste Unterschied zeigte sich bei den Schizonten und Sporonten. Während bei letzteren die Hülle eine einfache, doppelkonturierte Gallertschicht darstellt, sind bei ersteren der Oberfläche der Gallerte zahlreiche Stäbchen einer andersartigen Substanz eingepflanzt. Sieht man von den letzteren ab, so zeigen sich bezüglich der Natur der gallertigen Hüllschicht keine Unterschiede bei den Sporonten und Schizonten; sie kann daher hier für beide Stadien gemeinsam besprochen werden, während die Stäbchen in einem besonderen Abschnitt eingehend geschildert werden sollen.

An unversehrten Tieren beobachtet man, daß die Hülle überall dem Weichkörper dicht aufliegt und bei seinen Bewegungen folgt. Alle Buckel und Falten markieren sich auch an der Hülle; hieraus folgt, daß dieselbe nicht fest sein kann, sondern weich und biegsam, was auch daraus hervorgeht, daß dieselbe bei der Teilung der Tiere mit durchgeschnürt wird und daß bei der Nahrungsaufnahme die Nährsubstrate durch die Hülle hindurchpassieren, ohne daß sie an der betreffenden Stelle eine besondere präformierte Öffnung anfweist. Sie besitzt demnach gallertige Konsistenz, wie dies ja von den Hüllbildungen verschiedener Rhizopoden bereits bekannt ist. So will ich nur erwähnen, daß nach Greeff bei Amphizonella die Hülle von den

austretenden Pseudopodien an beliebiger Stelle durchbrochen wird, was ich [93] auch bei der Foraminifere Myxotheca konstatieren konnte.

Daß die Hüllschicht von Trichosphaerium nicht etwa bloß einen Teil des Plasmas darstellt, wie Gruber [83] anzunehmen scheint, sondern eine besondere Differenzierung ist, kann man leicht nachweisen. Wenn man nämlich ein Trichosphaerium (Schizont oder Sporont) mit Säure (Salzsäure, Chromsäure oder Essigsäure) behandelt, so quillt das Protoplasma stark. Die Substanzen desselben, die koaguliert werden oder unverändert bleiben, rücken nach dem Zentrum der Zelle, während die gelösten als breite Flüssigkeitsschicht sich im peripheren Teil derselben ansammeln. Die Hülle hingegen bleibt als deutlich doppeltkonturierte Membran auf der Oberfläche erhalten und legt sich, wenn die Flüssigkeit aus der Zelle allmählich diffundiert, in zahlreiche Falten.

Im Leben erscheint die Hülle sehr schwach lichtbrechend, und ist es daher bisweilen nicht ganz leicht, ihre Konturen auf der Außenseite zu verfolgen. Sehr deutlich tritt sie aber nach der Fixierung der Tiere hervor. Sie ist meist ganz farblos und wasserhell, und läßt sich eine feinere Struktur an ihr nicht nachweisen. Eine konzentrische Schichtung, wie ich [93] sie bei der Gallerthülle der Myxotheca bisweilen beobachtete, konnte ich nie bei Trichosphaerium finden. — Die Dicke der Hülle ist sehr verschieden, doch ist sie im allgemeinen bei den Sporonten dünner als bei den Schizonten, obwohl es auch hiervon Ausnahmen gibt. — Wenn man bei den Schizonten an gehärteten Exemplaren die Stäbchen mit Säure entfernt, so bleibt die Gallerthülle als schwach lichtbrechende Membran zurück; während ihre Konturen nach dem Weichkörper zu glatt sind, erscheint die äußere Oberfläche wie mit Fransen besetzt. Dies rührt daher, daß die Stäbchen mit ihren Enden eine Strecke weit in die Gallerte eingesenkt sind; war nun die letztere gehärtet und wurden dann die Stäbchen entfernt, so bleiben die dickeren Gallertmassen, die sich zwischen den Stäbchen befanden, als Pfeiler oder regelmäßige Fortsätze zurück, während die dünneren Partien bei der Auflösung der Stäbchen zugrunde gehen (Fig. 2, 3 Taf. X). Davon, daß die Stäbchen nicht der äußeren Oberfläche der Hülle aufsitzen, sondern in dieselbe eingesenkt sind, überzeugt man sich auch leicht an Schnitten. Doch zeigt es sich dann auch, wie außerordentlich variabel nicht nur die Dicke der Gallertschicht, sondern auch der Grad der Einsenkung der Stäbchen ist. Im allgemeinen scheinen nach zahlreichen Messungen die Stäbchen bei dickeren Hüllen tiefer eingesenkt zu sein als bei dünnen.

Die dickste Hülle, welche ich bei Schizonten beobachtet habe, maß 23 μ, bei Sporonten nur 16 μ; die dünnste bei Schizonten 4 μ, bei Sporonten 1—2 μ. Zwischen diesen Extremen finden sich alle Übergänge. Natürlich handelt es sich hierbei immer nur um ausgebildete vegetative Stadien, nicht um Entwicklungszustände.

Das Verhalten der Gallerthülle gegen Farbstoffe ist sehr verschieden. Am stärksten läßt sie sich mit Eosin tingieren. Bei Doppelfärbung mit Eosin-Hämatoxylin erscheint sie meist lebhaft rot. Gegen Hämatoxylin allein verhalten sich die Hüllen sehr verschieden, doch sind dieselben bei jüngeren Individuen leichter zu färben als bei alten. Außerdem scheint auch ein Unterschied nach dem Grad der Dicke vorzuliegen; nämlich dickere Hüllen sind im allgemeinen leichter färbbar als dünne, was vielleicht ebenso wie bei den jungen Individuen durch einen größeren Gehalt an protoplasmatischen Stoffen bedingt ist. Frisch vom Plasma gebildete Hüllen sind noch sukkulenter und reicher an färbbaren Eiweißstoffen als alte, und da die dickeren Hüllen im Alter dünner werden, wie bereits früher erwähnt wurde, scheint sich hieraus die stärkere Färbbarkeit der ersteren zu erklären.

Behandelt man die Tiere nach Vorfärbung mit Hämatoxylin mit Pikrinsäure, so färbt

sich die Hülle stark gelb, während das Plasma den blauen Ton beibehält; ebenso wird mit Pikrokarmin die Gallerte gelblich tingiert.

Im Biondischen Gemisch wird die Hülle bläulichgrün (Methylgrün), während das Plasma rot gefärbt erscheint.

Bei meiner Doppelfärbung (Methylenblau-Brasilin) wird das Plasma rot, die Hülle blau.

Mit Orcein, einem in der pathologischen Histologie gebräuchlichen Farbstoff, der als Reagens für gallertige Colloidsubstanzen angewandt wird, blieb die Hülle meist ganz farblos.

Über die chemische Natur der Gallerthülle kann ich nur wenige Mitteilungen machen, und zeigt sich hierbei auch eine gewisse Variabilität, die wahrscheinlich dadurch bedingt ist, daß die Hülle in verschiedenen Stadien verschieden reich an protoplasmatischen Bestandteilen ist.

Im allgemeinen sind junge und eben abgeschiedene Hüllen noch leichter lösbar in Säuren und Alkalien als alte. Die nachfolgenden Angaben gelten daher nur für vollkommen ausgebildete Hüllen erwachsener Individuen. In schwacher oder konzentrierter Essigsäure bemerkt man keine Veränderung der Hülle. (Nur die jungen Hüllen der Schizogone und Sporogone quellen stark und lösen sich dann auf.)

In kalter, konzentrierter H_2SO_4 löst sich die Hülle erst nach mehreren Stunden, etwas schneller, wenn die Säure sich in Paraffinofenwärme befindet. Schnell erfolgt die Auflösung in kochender Schwefel- sowie Salssäure.

Stark verdünnte Kalilauge macht keine merkbare Veränderung an der Hülle. Erst in stark konzentrierter Kalilauge wurde dieselbe allmählich gelöst, in der Wärme schneller. Durch die Löslichkeit in KHO unterscheidet sich die Gallerthülle von Trichosphaerium von der, welche ich [93] bei Myxotheca beschrieben habe. Es scheint demnach nicht eine chitinähnliche, sondern eine dem Hornstoff nahestehende Substanz zu sein, welche die gallertige Hüllschicht von Trichosphaerium bildet. Und jedenfalls ist dieselbe reichlich mit Eiweißstoffen durchtränkt, worauf außer ihrer weichen Konsistenz auch das Verhalten gegen Farbstoffe hinweist.

A. Die Pseudopodienöffnungen der Hülle.

Schneider [78] und Gruber [83] haben schon erkannt, daß die Hüllen von Trichosphaerium persistente Öffnungen für den Durchtritt der Pseudopodien besitzen, doch haben sie dieselben nicht eingehender untersucht. Die beste Schilderung derselben gibt von den bisherigen Beobachtern des Trichosphaerium Möbius [89]. „Die Hautschicht . . (unsere Hülle) . . zeigt doppelte Begrenzung und sendet röhrenförmige Fortsätze nach außen, welche sich mitten in ihrer Länge so verengen, daß sie sowohl innen wie außen trichterförmig erweitert erscheinen. Die Verengung erscheint als ein kleiner Porus in der Mitte des größeren, wenn man die Hülle von oben betrachtet.“

Wenn man zahlreiche verschiedene Individuen von Trichosphaerium untersucht, überzeugt man sich bald, daß die Pseudopodienöffnungen ebenso variable Bildungen sind, wie die Hülle selbst.

Im einfachsten Fall sind es nur kreisrunde Durchbrechungen der Hülle ohne besondere Differenzierung. Bei ganz jungen Schizonten und Sporonten, deren Gallerthülle eben erst abgeschieden ist, konnte ich überhaupt keine persistierenden Öffnungen beobachten, vielmehr durchbrachen die Pseudopodien einfach die Hülle, die sich, wenn die ersteren zurückgezogen wurden, wieder schloß.

Beim weiteren Wachstum werden dann besonders differenzierte Mündungen gebildet,

indem sich der Rand der Poren verdickt. Die Substanz der Hülle nimmt hier eine andere Beschaffenheit an, indem sie stärker lichtbrechend wird und meist etwas gelbliche Färbung erhält. Ein solcher Porus mit einfacher Randverdickung ist in Fig. 4 Tafel X abgebildet. Bei der Betrachtung von oben erscheint er als stark lichtbrechender Ring (Fig. 5 Taf. X), der die Öffnung umschließt. Eine weitere Differenzierung besteht darin, daß die verdickten Ränder zitzenartig vorgezogen werden. Auf diesem Stadium bleiben die Mündungen fast stets bei den Sporonten (vgl. die Figuren der Taf. VII), während sie bei den Schizonten häufig eine noch weitere Komplikation durch Ausstülpung des Mündungsrandes erreichen. Außerdem weichen bei dieser Generation die Öffnungen dadurch ab, daß ihre Ränder aus einer anderen Substanz gebildet sind, welche sich mit Hämatoxylin stark färbt. Besser als eine lange Beschreibung kann ein Blick auf Fig. 6 Taf. X die Beschaffenheit dieser Poren erläutern. Dieselbe stellt einen Längsschnitt durch eine Schizontenmündung dar. Die mit Hämatoxylin färbbare Substanz ist stets scharf gegen die ungefärbte abgesetzt.

Häufig sind die verdickten, vorgestülpten Ränder auf ihrer äußeren Oberfläche mit regelmäßigen Falten oder besser Einziehungen versehen, wie Fig. 7 Taf. X es zeigt. Bei der Betrachtung von der Oberfläche erscheint eine solche Mündung von stark gefärbten konzentrischen Ringen umgeben (Fig. 8). Wenn die Pseudopodien nicht ausgestreckt sind, liegen die Mündungsränder stets dicht aneinander, und kann man beobachten, daß, wenn die ausgestreckten Pseudopodien eingezogen werden, die vorher klaffende Mündung sich sofort schließt. Diese Beobachtungen machen es wahrscheinlich, daß die starke Verdickung und Differenzierung der Mündungsränder im wesentlichen dazu dient, einen elastischen, automatisch wirkenden Verschlußapparat herzustellen, welcher die Mündung nach Rückfluß des Pseudopodienplasmas sofort verschließt. — Einen ähnlichen Mündungsapparat habe ich bisher bei Rhizopoden noch nicht beschrieben gefunden. Eine besondere Differenzierung der Mündung hat aber Bütschli [92] auch bei Hyalopus beobachtet, und kann ich seine Angaben vollkommen bestätigen. Er sagt: „Bei dieser Form nimmt die Mündungsregion eine etwas verschiedene Beschaffenheit an, je nachdem das Plasma reichlich aus der Mündung hervortritt oder sich ganz in die Schale zurückgezogen hat. Im ersteren Fall springt sie zitzenartig vor, im anderen hingegen, wo auch die Mündung gewöhnlich sehr verengt bis nahezu geschlossen erscheint, ist der zitzenartige Vorsprung ganz niedrig und abgeflacht. Die ziemlich dicke Schalenhaut erscheint auf dem optischen Längsschnitt fein radiär gestreift. Am vorderen Pol, gegen die Mündung zu, wird sie allmählich stärker, um an der Mündung selbst eine beträchtliche Dicke zu erreichen. Bis in eine gewisse Entfernung von der Mündung bewahrt die Schale die radiär gestreifte Beschaffenheit auf dem Durchschnitt. Der dickste Teil ihrer Mündungspartie ist dagegen anders beschaffen; er erscheint auf dem Durchschnitt fein granuliert und setzt sich mit scharfer, meist etwas geschwungener Linie gegen den angrenzenden gestreiften Teil ab.“ Diese Differenzierung ist mit der blau färbbaren Partie im Mündungsrand des Trichosphaerium zu vergleichen. In ähnlicher Weise wie hier, wird auch bei Hyalopus die Mündungszitze von dem granulierten Teil und dem anschließenden dicken, gestreiften Teil der Schale gebildet, welche beim Andrängen des Plasmas und bei der Erweiterung der Mündung emporgehoben und auseinander getrieben werden. Diese besondere Beschaffenheit der Mündung scheint auch nach Bütschli [92] hauptsächlich zum selbsttätigen Verschluß der Mündung nach dem Einziehen der Pseudopodien zu dienen. — Schon an anderer Stelle habe ich erwähnt, daß Nahrungsmittel nicht durch die Pseudopodienöffnungen, sondern durch die Hülle hindurch aufgenommen werden. Die besondere, hier geschilderte Beschaffenheit dieser Bildungen macht dies ohne weiteres verständlich.

B. Die Stäbchen der Hülle bei den Schizonten.

Das Hauptmerkmal der Schizonten ist der Besitz von kleinen Stäbchen oder Borsten auf der Oberfläche der Gallerthülle. Sie verleihen den Tieren bei durchfallendem Licht ein sehr dunkles Aussehen, während bei auffallendem Licht die Organismen weiß erscheinen und daher auch mit bloßem Auge leicht von den Sporonten zu unterscheiden sind.

Daß die Stäbchen nicht der Oberfläche des Plasmas direkt eingepflanzt sind, sondern einer besonderen Hüllschicht, einer „Haut", aufsitzen, hatte schon Schneider [78] erkannt, und alle bisherigen Beobachter haben dies bestätigt. In welcher Art sie aber dort befestigt sind, hat bisher Keiner eruiert. Schneider hielt sie, wenn ich seine Angaben richtig verstehe, wohl für direkte Fortsätze der „Haut" und nannte sie Borsten.

Daß diese Bildungen nicht etwa vom Tier angesammelte und zusammengefügte Fremdkörper, sondern vom Weichkörper produziert sind, haben alle Beobachter übereinstimmend angenommen.

Bei unversehrten, vollständig ausgebildeten Individuen stehen die Stäbchen dicht nebeneinander, ungefähr senkrecht zur Oberfläche. Bei mittlerer Vergrößerung erscheinen sie alle gerade, annähernd gleich lang und dick. Verwendet man starke Vergrößerungen, so zeigt es sich aber, daß sie etwas variabel sind. Nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei demselben Individuum ist ihre Länge und Dicke nicht konstant, so daß sich ein bestimmtes Maß für dieselben schwer angeben läßt. Die größten, welche ich überhaupt beobachtet habe, besaßen bei einer Länge von etwa 20 μ eine Dicke von 3 μ; die kleinsten waren etwa 6 μ lang und 1 μ dick. Ihre Oberfläche ist in den meisten Fällen glatt, und erscheinen ihre Konturen dann parallel; bisweilen sind sie aber auch mit kleinen Höckern und Ausbuchtungen versehen, und ihre Hauptachse ist nicht immer gerade, sondern in einzelnen Fällen unregelmäßig nach verschiedenen Richtungen gekrümmt; selbst hakenförmig gebogene habe ich gefunden. An isolierten Stäbchen bemerkt man, daß die Enden oft abgerundet, bisweilen aber auch zugespitzt oder andererseits etwas knopfartig verdickt sind. Im Querschnitt erscheinen sie meistens drehrund, aber auch elliptische und ganz unregelmäßig gestaltete Durchschnitte kommen vor. Möbius [89] gibt bei seiner Form an, daß die Stäbchen Nebenachsen von ungleicher Länge besitzen, es sind Prismen mit scharfen Kanten. Derartige Stäbchen habe ich in seltenen Fällen auch gefunden. Bei Anwendung stärkster Vergrößerungen erscheinen manche vollkommen strukturlos, bei den meisten erkennt man aber eine deutliche Querstreifung und bisweilen sogar eine Gliederung in kleine, etwas abgerundete Segmente (Fig. 11 Taf. X).

Optisches Verhalten: Bei durchfallendem Licht erscheinen die Stäbchen bei schwächerer Vergrößerung farblos, mit starken Systemen macht sich ein schwacher, grüngelblicher Schimmer bemerkbar. Sie sind sehr scharf und dunkel konturiert. Bei auffallendem Licht glänzen sie stark und sind opak. Ihr Lichtbrechungsvermögen ist sehr bedeutend; in Kanadabalsam sind sie deutlich erkennbar und scharf konturiert. Ihr Brechungsindex muß demnach mehr als 1.535 betragen. Was sie besonders charakterisiert, ist der Umstand, daß sie im polarisierten Licht deutlich doppeltbrechend erscheinen.

Chemische Natur. Die bisherigen Angaben über die chemische Natur der Trichosphaerium-Stäbchen sind nur sehr unvollständig. Schneider [78] gibt an, daß sie in Kalilauge unverändert bleiben, aber in Essigsäure und Salzsäure selbst bei starker Verdünnung ohne Gasentwicklung löslich sind. Gruber [83] fügt diesen Angaben hinzu, daß sie auch in Chromsäure sich lösen, hingegen in Überosmiumsäure vollkommen unverändert bleiben. Möbius [89] gibt

bei seiner Form an, daß sich die Stäbchen mit Jod nicht färben, in Osmiumsäure aber bräunen: in 10 prozentiger Essigsäure wurden die Kanten derselben undeutlich, und es blieben blasse Fasern zurück. Hieraus und aus der Bräunung mittels Osmiumsäure schließt dieser Forscher, daß sie aus organischer Substanz bestehen.

1. Verhalten bei Glühhitze. In der Glühhitze bleiben die Stäbchen von Trichosphaerium unverändert. Zu Anfang setzte ich die Trichosphaerien, welche vorher mit absolutem Alkohol getötet und getrocknet waren, auf einem Deckglase der Glühhitze über einem Bunsenbrenner aus. Nach kurzer Zeit waren die Stäbchen in das Glas eingeschmolzen und lieferten so geeignete Präparate, konnten aber nicht bis zur Weißglut erhitzt werden. Um dies zu erreichen, brachte ich sie auf einen Platinspatel und setzte sie so der Hitze aus, konnte aber keine Veränderung an ihnen wahrnehmen. Bei diesem Verfahren blieben nur die Stäbchen als sichtbarer Rest vom ganzen Organismus übrig, alle organische Substanz war bis auf kleine Aschenreste verbrannt. Rein organischer Natur, wie Möbius annimmt, konnten hiernach bei meiner Form die Stäbchen nicht sein.

2. Verhalten zu Lösungsmitteln. Die nachfolgenden Ergebnisse wurden, wo es nicht besonders erwähnt ist, an ganzen Trichosphaerien erhalten, weil die isolierten Stäbchen wegen ihrer Kleinheit die Manipulationen sehr erschweren.

a) Destilliertes Wasser. Bringt man lebende Trichosphaerien in eine Uhrschale mit ungekochtem destillierten Wasser, so lösen sich die Stäbchen zwar nicht sofort, aber doch in kurzer Zeit (etwa 20—30 Minuten) auf. In lauwarmem Wasser erfolgt die Auflösung noch etwas schneller. Wenn hingegen die lebenden Tiere in siedendes Wasser gebracht wurden, konnte ich nach einhalbstündiger Beobachtung noch keine Veränderung der Stäbchen wahrnehmen; sie waren vielmehr erst nach etwa drei Stunden gelöst. Fixiert man die Trichosphaerien, bevor man sie in das destillierte Wasser bringt, mit absolutem Alkohol, so erfolgt die Lösung der Stäbchen erst nach etwa einer Stunde. Entfernt man aus dem Wasser die Kohlensäure durch Kochen, so werden bei lebend hineingebrachten Tieren die Stäbchen in etwa zwei Stunden gelöst; bei Individuen, die vorher mit Alcohol absolutus getötet waren, blieben sie aber fünf Stunden unverändert. Es sei erwähnt, daß die Trichosphaerien in Uhrschalen mit Überschuß von Wasser behandelt wurden.

Isolierte Stäbchen blieben in gekochtem destillierten Wasser unter dem Deckglase mehrere Stunden unverändert.

Aus diesen Versuchen folgt, daß die Stäbchen in reinem destillierten Wasser unlöslich (im üblichen Sinne) sind; fast unlöslich, wenn der Weichkörper vorhanden, aber durch Alkohol oder Hitze koaguliert war, leichter löslich, wenn der Weichkörper erst im Wasser abstarb (wohl infolge chemischer Umsetzungen in letzteren) und noch leichter bei Anwesenheit von Kohlensäure.

Im Meerwasser sind die Stäbchen unlöslich, was daraus hervorgeht, daß die Hüllen von abgestorbenen Individuen in einem Aquarium nach $1^1/_2$ Jahren noch ganz unverändert waren.

b) Verhalten gegen Säuren. Schwefel-, Salpeter- und Salzsäure, konzentrierte wie verdünnte, lösen die Stäbchen schnell auf, und zwar, wie ich im Gegensatz zu den bisherigen Beobachtern angeben muß, unter Gasentwicklung. Bringt man ein mit absolutem Alkohol entwässertes Trichosphaerium auf einen Objektträger und fügt, ohne es mit einem Deckglase zu bedecken, einen Tropfen konzentrierter Salzsäure (bzw. Schwefel- oder Salpetersäure) hinzu, so sieht man schon mit bloßem Auge große Gasblasen von dem Tier zur Oberfläche des Tropfens aufsteigen, so daß an dem Vorhandensein von Kohlensäure kein Zweifel sein kann. Indessen glaube ich auch die negativen Resultate der früheren Untersucher erklären zu können. Zu diesem

Zweck habe ich die Einwirkung der Säuren auf die Stäbchen in verschiedenen Abstufungen der Konzentration beobachtet. Bei minimal verdünnter Säure entwickeln sich noch große Gasblasen, doch bemerkt man deutlich, daß dieselben beim Emporsteigen an die Oberfläche sich verkleinern. Bei etwas stärkerer Verdünnung werden zwar auch noch Gasblasen entwickelt, doch sind dieselben viel kleiner und zahlreicher und verschwinden schon beim Aufsteigen, bevor sie die Oberfläche erreichen. Verdünnt man die Säure immer weiter, so bilden sich schließlich überhaupt keine Gasblasen, sondern die Stäbchen werden, wie man bisher annahm, scheinbar ohne Gasentwicklung gelöst. Ich wiederhole, daß diese Versuche auf dem offenen Objektträger oder der Uhrschale an entwässerten Trichosphaerien angestellt wurden. Hat man dagegen die Tiere in einen Wassertropfen gebracht und mit einem Deckglase bedeckt und setzt nun vom Rande einen Tropfen konzentrierte Säure hinzu, so findet ebensowenig eine sichtbare Gasentwicklung statt, wie bei Anwendung verdünnter Säure, denn bis die Säure unter dem Deckglas bis an das Objekt gelangt, ist sie ja bereits stark verdünnt. Hieraus erklären sich die negativen Resultate der Autoren, die ihre Reaktionen unter dem Deckglas gemacht haben. Das verschiedene Verhalten der Stäbchen findet aber seine Erklärung dadurch, daß die frei werdende Kohlensäure im Wasser gelöst wird. Man muß hierbei bedenken, daß jedes Stäbchen von dem benachbarten durch eine Flüssigkeitsschicht getrennt ist; wenn nun diese Flüssigkeit wässerig ist, so wird das durch Auflösung des einzelnen Stäbchens frei werdende minimale Kohlensäurequantum sofort von dem im Überschusse vorhandenen Wasser resorbiert. Bei Fehlen von Wasser hingegen, bei konzentrierter Säure, haben die an den einzelnen Stäbchen entstehenden Gasbläschen Zeit, sich zu größeren Blasen zu vereinigen und so dem Auge sichtbar zu werden.

Konzentrierte Essigsäure löst die Stäbchen schwer, verdünnte hingegen leicht und, wie nach den obigen Auseinandersetzungen erwartet werden konnte, ohne sichtbare Gasentwicklung. Wenn ich unter dem Deckglase Trichosphaerien mit Wasser, dem eine Spur von Essigsäure zugesetzt war, behandelte, so ging die Lösung der Stäbchen so langsam vor sich, daß man sie mit starker Vergrößerung genauer verfolgen konnte. Die Stäbchen werden von außen her angegriffen, gleichsam abgeschmolzen, ohne daß sie ihr starkes Lichtbrechungsvermögen vor der vollständigen Auflösung einbüßten; zuerst bekamen sie in ziemlich regelmäßigen Abständen ringförmige Einschnürungen und zwar an den durch die früher erwähnten Querstreifen markierten Stellen; dieselben drangen allmählich tiefer vor, bis sie schließlich durchschnitten, wodurch aus dem Stäbchen eine Reihe runder oder unregelmäßig gestalteter Körnchen gebildet war, die dann auch aufgelöst wurde, so daß nichts übrig blieb. Auch bei vorsichtigster Anwendung der Säuren konnte ich keinen organischen Rest mit Sicherheit nachweisen, obwohl das Vorhandensein einer feinen organischen Basis wegen der Analogie mit den Foraminiferen sehr wahrscheinlich und auch möglich ist. Die Art der Stäbchenauflösung ist besonders interessant, weil sie, wie wir früher gesehen haben, genau in umgekehrter Reihenfolge verläuft, wie ihre Bildung.

In Osmiumsäure sind die Stäbchen unlöslich. Eine Bräunung bei Behandlung mit diesem Reagens habe ich bei isolierten Stäbchen nicht beobachtet.

c) Alkalien. In Ammoniak sind die Stäbchen nicht löslich; hingegen löst Salmiaklösung dieselben schnell auf. In Kalilauge, konzentrierter wie verdünnter, in kaltem wie in kochendem Zustand, sind sie unlöslich. — Alcohol absolutus und Äther haben keine Wirkung auf die Stäbchen, auch Farbstoffe werden nicht angenommen.

Nachdem der Nachweis der Kohlensäure gelungen war, lag es nahe, zu prüfen, ob die Stäbchen aus kohlensaurem Kalk bestünden, weil ja diese Substanz bei den Rhizopoden als Hauptbestandteil der Gehäuse sehr verbreitet ist. Es wurde daher die Probe auf Calcium ge-

macht. Bei den nachfolgenden Reaktionen machte ich stets den Versuch zuerst mit Substanzen von bekannter Zusammensetzung, um daran die Richtigkeit des Verfahrens zu prüfen.

Als Probe zur Calciumreaktion bediente ich mich eines kleinen Stückchens einer Muschelschale, das kaum Stecknadelkopfgröße erreichte. Dasselbe wurde in einigen Tropfen sehr verdünnter Essigsäure gelöst (in einer Uhrschale). Hierauf wurde in einem anderen Uhrschälchen eine Lösung von oxalsaurem Ammoniak in Wasser, dem eine Spur von Oxalsäure zugesetzt war, hergestellt. Brachte man nun in diese letztere Lösung einen Tropfen der ersteren, so trat sofort eine für das bloße Auge sichtbare milchige Trübung ein. Mit den Trichosphaerien wurde nun ebenso verfahren. Fünfzig große Individuen, deren Volumen das des Muschelstückchens weit übertraf, wurden mit absolutem Alkohol fixiert und wiederholt mit gekochtem destillierten Wasser abgespült, um möglichst Salze, die vom Meerwasser den Tieren noch anhaften konnten, zu entfernen. Zur Lösung der Stäbchen benutzte ich einen Tropfen ganz schwacher Essigsäure und sog dieselbe dann mit einer Capillare von den zurückbleibenden Überresten der Weichkörper ab. Zu diesem Tropfen der Trichosphaerium-Lösung fügte ich einen Tropfen oxalsaures Ammoniak mit Oxalsäure (dieselbe Lösung wie vorhin) hinzu. Die Flüssigkeit blieb bei mehrstündiger Beobachtung vollkommen klar, auch bei Zusatz von kohlensaurem Ammonium. Hieraus ergibt sich, daß Calcium in nachweisbaren Quantitäten in den Stäbchen von Trichosphaerium nicht vorhanden ist. Ich habe die Reaktion wiederholt angestellt bei Trichosphaerien aus den verschiedensten Kulturen (aus dem Mittelmeer, Helgoland, Norwegen, Kiel), aber immer mit demselben Resultat.

Daß die Stäbchen nicht aus kohlensaurem Kalk bestünden, war mir auch durch eine biologische Beobachtung wahrscheinlich geworden. In einem Glase, das nur grüne Algen, aber sonst keinen Bodensatz enthielt, hatte ich zwei Jahre hindurch zahlreiche Generationen von Calcituba, einer kalkschaligen Foraminifere, gezogen. Wenn die Calcituben fast alle Algen in dem Glase verzehrt und sich dabei so stark vermehrt hatten, daß sie mehrere Millimeter hoch den Boden des Gefäßes bedeckten, wurden alle bis auf wenige Exemplare herausgefangen; hierauf vermehrten sich wieder die Algen, die dann wieder von Nachkommen der zurückgebliebenen Foraminiferen bevölkert wurden; dieser Wechsel fand in den zwei Jahren neunmal statt. Da nun das Wasser nicht erneuert, sondern das verdunstete nur durch destilliertes ersetzt wurde, fanden die letzten Generationen der Calcituben nicht mehr genügend Kalk im Meerwasser, um daraus ihre Schale aufzubauen. Die Schalen wurden immer kalkärmer und waren schließlich fast rein chitinös.

In dieses Glas wurden nun einige Trichosphaerien gebracht, die sich in einem Vierteljahr so stark vermehrten, daß die Glaswände wie mit einem dichten weißen Filz überzogen waren, der nur aus Diatomeen, Algen und Trichosphaerien bestand; die letzteren besaßen alle prachtvoll entwickelte Stäbchenhüllen. Da die Organismen die Substanzen, aus denen sie ihren Körper aufbauen, doch aus ihrer Umgebung nehmen, so konnte es in diesem Falle schwerlich kohlensaurer Kalk sein, der die Stäbchen bildete, weil nur minimale Quantitäten von Calcium im Wasser vorhanden sein konnten.

Es war mir bekannt, daß Foraminiferen zum Bau ihrer Schale außer Kalk auch Magnesium in Verbindung mit Kohlensäure benutzen; daher lag es nahe, die Stäbchen von Trichosphaerium auf das Vorhandensein von Magnesium zu untersuchen.

Bevor ich die Trichosphaerien prüfte, wurde eine Probe der Reaktion mit Magnesiumoxyd gemacht. Ein stecknadelkopfgroßes Körnchen von reinem Magnesiumoxyd wurde in einigen Tropfen Salmiaklösung unter Zusatz einer Spur von Salzsäure gelöst. Hierauf wurden in einer

Uhrschale einige Tropfen einer Lösung von phosphorsaurem Ammoniak mit einigen Tropfen Ammoniak gemischt und zu dieser Mischung die erste Lösung zugesetzt. Nach wenigen Minuten bedeckte sich der Boden der Uhrschale mit den charakteristischen, sargdeckelähnlichen Kristallen von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia. Die Kristalle wurden für den Vergleich aufbewahrt und dann dieselbe Reaktion mit 50 großen Trichosphaerien vorgenommen. Dieselben wurden mit Alkohol absolutus fixiert und gründlich mit destilliertem Wasser abgespült, im übrigen genau so wie das Magnesiumoxyd behandelt. Wie dort traten auch hier nach etwa zehn Minuten die Kristalle auf, die sich beim Vergleich mit den aus Magnesiumoxyd gewonnenen als identisch erwiesen. Von den 50 Trichosphaerien war nach einer Stunde der ganze Boden der Uhrschale ziemlich dicht mit Kristallen bedeckt. Diese große Menge derselben läßt den Schluß gerechtfertigt erscheinen, daß kohlensaures Magnesium der Hauptbestandteil der Trichosphaerium-Stäbchen ist.

Ob noch andere Substanzen in geringen Quantitäten in den Stäbchen enthalten sind, vermag ich nicht zu entscheiden. — Bei Foraminiferen ist der kohlensaure Kalk bekanntlich einer organischen, chitinähnlichen Haut eingelagert, die nach Lösung des Kalkes als sogenannte Schalenbasis zurückbleibt. Während Möbius [89] bei den Trichosphaerien-Stäbchen der Kieler Bucht eine solche Basis beobachtete, konnte ich aus den gelösten Stäbchen keinen wahrnehmbaren Überrest erhalten. Aber nicht nur hierin unterscheidet sich die von Möbius studierte Form von der meinigen, sondern auch, wie bereits früher erwähnt, durch die Gestalt und chemische Beschaffenheit der Stäbchen, so daß die Annahme Greeffs [92], daß Möbius eine etwas abweichende Varietät vor sich gehabt hat, sehr wahrscheinlich ist. Vielleicht sind die erwähnten Differenzen durch Anpassung an das Leben im Brackwasser entstanden, wie ja Ähnliches von F. E. Schulze [75] an zwei Foraminiferen des Brackwassers beobachtet wurde. Quinqueloculina fusca verliert im Brackwasser ihren Kalkgehalt und nimmt statt dessen Sandkörnchen zur Verfestigung ihrer Schale auf oder verdickt ihre chitinöse Schalenbasis stark. Ähnlich verhält sich Spiroloculina hyalina. Wie Herr Geheim-Rat Professor Schulze mir mündlich mitteilte, konnte er im Brackwasser bei Warnemünde und im Hafen von Edinburgh alle Übergänge von rein kalkigen durch kalkig sandige, rein sandige bis zu rein chitinösen Formen bei Quinqueloculina fusca konstatieren. Ähnlich könnte auch Trichosphaerium seinen Magnesiumgehalt verloren haben.

Mit der Verwendung der Magnesia für den Skelettbau steht Trichosphaerium nicht allein im Tierreich da, wenn auch bisher nur selten Magnesiumverbindungen als Hauptbestandteile von Tierskeletten gefunden worden sind. Wie bereits erwähnt, findet sich in manchen Foraminiferenschalen außer kohlensaurem Kalk auch kohlensaures Magnesium in bedeutender Menge. Nach Walther [92] enthält z. B. die Schale von Orbitolites complanata 12.52 Prozent, von Nubecularia novorossica sogar 20 Prozent Magnesia. Aber auch in anderen Tiergruppen ist das Vorkommen von Magnesia in bedeutender Menge konstatiert. So fand Liebe[1]) in Gorgonia 21 Prozent, in Flustra 21.3 Prozent Dolomit.

II. Der Weichkörper.

Der von der Hülle umgebene Weichkörper ist sehr zähflüssig, worauf nicht nur die sehr trägen Bewegungen desselben, sondern auch sein starkes Lichtbrechungsvermögen hinweisen. Es gehört ein nicht geringer Druck dazu, um denselben unter dem Deckglase zu zer-

---

[1]) Zeitschrift der Deutsch. Geol. Gesellsch. 1857. S. 426.

quetschen; bei gelindem Druck wird er etwas abgeplattet, nimmt aber nach Aufhören desselben sofort wieder seine ursprüngliche Gestalt an. Er besitzt demnach im Gegensatz zu vielen anderen Rhizopoden eine bedeutende Elastizität.

Am lebenden und unversehrten Tier vermag man im Weichkörper kein besonders differenziertes Ektoplasma und Entoplasma zu unterscheiden. Vielmehr ist derselbe ziemlich gleichmäßig mit zahlreichen Inhaltsgebilden durchsetzt. Die Schizonten zeigen hierin keine Unterschiede von den Sporonten.

Schneider [78] gibt an, daß der Weichkörper in ein hyalines Ektoplasma und ein Vacuolen und sonstige Einschlüsse enthaltendes Entoplasma scharf geschieden sei, indessen glaube ich, daß er den gallertigen Teil der Hülle mit Ektoplasma verwechselt hat, was um so leichter möglich ist, da er nur ganze und ungefärbte Tiere untersucht hat. Die übrigen Beobachter haben auch nichts derartiges gesehen.

Die Farbe des Weichkörpers ist gewöhnlich braun und rührt von den zahlreichen braunen Einschlüssen her, welche denselben ganz durchsetzen; wenn sie fehlen, ist derselbe farblos. Bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung erscheint der Weichkörper ziemlich grob granuliert und zwar gleichmäßig bis zur Oberfläche, nur unter den Pseudopodienöffnungen machen sich kleine Inseln hyalinen und im Leben stärker lichtbrechenden Protoplasmas bemerkbar; aus denselben werden die hyalinen Pseudopodien gebildet, wie später bei Betrachtung dieser Gebilde genauer erläutert werden soll. Gruber [83] hat diese Inseln bereits richtig erkannt. Er sagt: „An der Stelle, wo Pseudopodien austreten, verrät das stärkere Lichtbrechungsvermögen eine Lage hyalinen Plasmas, aus welchem die Fortsätze hervorgehen, während nach innen zu der Körper aus einer trüben, reichlich mit Körnchen und Vacuolen versehenen Sarkode besteht“.

Bei Untersuchung des lebenden wie des konservierten Weichkörpers mit starken Vergrößerungen erkennt man, daß derselbe aus zahlreichen verschiedenartigen Inhaltsgebilden und einer dieselben umschließenden, gleichmäßig strukturierten Grundsubstanz zusammengesetzt ist. Im folgenden sollen zuerst die Inhaltsgebilde und dann die Grundsubstanz oder das eigentliche Protoplasma besprochen werden; die besonderen Differenzierungen desselben, die Pseudopodien und die Kerne werden in eigenen Kapiteln abgehandelt werden.

A. Die Inhaltsgebilde des Weichkörpers.

Durch direkte Beobachtung, durch mikrochemische Untersuchung und durch Vergleich mit bekannten Gebilden bei anderen Protozoen gelang es, folgende Inhaltsgebilde deutlich zu unterscheiden: Flüssigkeitsvacuolen, aufgenommene Nahrungskörper, besondere, aus nicht verdaubaren Nahrungsresten hergestellte Fäkalballen, die ich Sterkome nennen will, Exkretkörner, diverse andere Körnchen, wie Fettkörnchen und sonstige Stoffwechselprodukte und Reservestoffe, endlich kommensale Algen. Alle diese Inhaltsgebilde sind nach Art einer Emulsion in der zähflüssigen Grundsubstanz suspendiert. Vollständig fehlen können sie aber auch; in gewissen Entwicklungsstadien, so bei Beginn der Sporogonie und der Schizogonie, reinigt sich der Weichkörper gewissermaßen, indem er alle fremden Einschlüsse ausstößt. Auf diesen Stadien kann man natürlich den Bau des Plasmas am leichtesten studieren. Auch beim Verhungern der Trichosphaerien werden allmählich sämtliche Inhaltsgebilde des Weichkörpers ausgestoßen, ebenso vor der Encystierung der Schizonten. Ganz allgemein kann man sagen, daß der Weichkörper während der vegetativen Lebensperiode reich an Inhaltsgebilden ist, während der reproduktiven aber arm.

1. Die Vacuolen. Bei der Betrachtung fast jedes Weichkörpers fallen mehr oder weniger zahlreiche helle Blasen auf, die sich bei genauerer Untersuchung als einfache, mit wasserklarer Flüssigkeit erfüllte Vacuolen erweisen. Ihre Konturen sind stets scharf und glatt; doch ist dies Verhalten nicht auf das Vorhandensein einer eigenen, besonders differenzierten Wandung zurückzuführen, vielmehr sind sie als dünnflüssige Tropfen in einer zähflüssigen Masse aufzufassen. Ihre Gestalt und Größe können sie langsam ändern, doch geht dies so allmählich vor sich, daß man es mit dem Auge gar nicht beobachten kann, wohl aber mit Hilfe des Zeichenprismas; wenn man eine Vacuole in ihrem größten Umriß gezeichnet hat, so kann man nach einiger Zeit beobachten, daß die Konturen sich nicht mehr decken, sondern daß die Vacuole größer oder kleiner geworden ist.

Wie bei vielen marinen Rhizopoden, findet sich eine in rythmischen Intervallen pulsierende Vacuole nicht bei Trichosphaerium, vielleicht wird aber dasselbe Ziel, nämlich der Wasserwechsel im Protoplasma, durch die sehr langsamen Kontraktionen und Expansionen zahlreicher Flüssigkeitsvacuolen ebenso gut erreicht, wie durch die schnellen Pulsationen einer oder weniger Vacuolen. Diese Ansicht wird noch plausibler, wenn man in Betracht zieht, daß auch bei den Süßwasser-Rhizopoden nicht nur die Zahl der pulsierenden Vacuolen, sondern auch die Frequenz ihrer Entleerung sehr verschieden ist. Bei manchen Formen pulsiert die Vacuole sehr langsam, bei anderen sehr schnell, und finden sich alle möglichen Übergänge. Nach Schwalbe [64] pulsieren die Vacuolen um so langsamer, je größer sie sind oder je zahlreicher sie werden; dieses Gesetz würde sich auch auf die marinen Rhizopoden anwenden lassen, wenn man annimmt, daß hier sehr zahlreiche Vacuolen nur äußerst langsame Kontraktionen auszuführen brauchen, um den nötigen Wasserwechsel zu erzeugen.

Über die chemische Natur der Vacuolenflüssigkeit kann man nichts genaueres aussagen, weil uns hier die Methodik der Mikrochemie noch vollständig im Stiche läßt. Manche Vacuolen (die sogenannten Nahrungs- oder Verdauungsvacuolen) enthalten Säuren, wie durch Fütterung mit blauen Farbstoffen, die in den Vacuolen rot werden, nachgewiesen werden kann (vgl. auch das Kapitel über die Nahrungskörper).

Außer Flüssigkeitsvacuolen habe ich in einem einzigen Individuum im Weichkörper eine Gasvacuole beobachtet. Bei Süßwassertestaceen finden sich ja, wie bekannt, häufig Gasvacuolen, die dort als hydrostatischer Apparat funktionieren, mit dessen Hilfe die Tiere im Wasser auf und niedersteigen können. Über die Herkunft und Bedeutung der nur einmal bei Trichosphaerium beobachteten Gasvacuole vermag ich keine Auskunft zu geben.

2. Die Nahrungskörper. Den Hauptteil der Inhaltsgebilde des Weichkörpers von Trichosphaerium bildet die aufgenommene Nahrung, die aus den verschiedensten verdaubaren wie unverdaulichen Gegenständen besteht. Unser Rhizopode scheint alles, was ihm im Wege liegt, durch Aufnahme in seinen Körper wegzuräumen. Man findet im Plasma die verschiedensten pflanzlichen Gebilde, Algenfäden, Diatomeen, Bacillarineen, Cyanophyceen usw., ferner Überreste von Tieren, Copepodennauplien, Infusorien, Rhizopoden, daneben aber auch Sandkörnchen, Reste und Bruchstücke von Thalamophorengehäusen und allen möglichen undefinierbaren Detritus. Alle aufgenommenen Fremdkörper werden in Vacuolen des Plasmas eingeschlossen, und geht in denselben die Verdauung der Nährstoffe vor sich. Auf Schnitten durch Schizonten und bei den Sporonten, ohne weiteres am lebenden Objekt, kann man leicht die Stadien der Verdauung konstatieren. Hier liegt noch eine unversehrte Alge mit glatter Cellulosemembran, grünem Chlorophyll und vacuolärem Plasma, daneben eine andere, schon halb verdaute; nur die Membran, der Kern und die Stärkekörner haben noch Widerstand geleistet. Schließlich findet man in

der großen Nahrungsvacuole nur noch eine ganz zerknitterte Membran und ein Häufchen von Amylumkörnern, die unverdaulichen Überreste der Algenzelle.

Während häufig die Nahrungskörper einzeln in je einer Vacuole liegen, finden sie sich bisweilen in größeren Mengen in einer Verdauungsvacuole vereinigt. Bei den Schizonten konnte ich die Beobachtung machen, daß sie nicht selten kleinere Individuen der eigenen Art verzehren; bei den Sporonten, die ja die Fähigkeit der Plastogamie besitzen, fand ich diesen Kannibalismus nicht. Meines Wissens sind ähnliche Beobachtungen bei Rhizopoden noch nicht gemacht worden.

Man findet auf Schnittserien im Innern der Schizonten häufig kleinere Individuen in verschiedenen Stadien der Verdauung. Auch habe ich häufig die Einverleibung direkt beobachtet, aber anfangs für Plastogamie gehalten, bis ich die Trichosphaerien, um etwaige Kernverschmelzungen zu konstatieren, in verschiedenen Zeiten nach der Verschmelzung oder besser Umfließung abtötete und auf Schnittserien untersuchte. Es schien mir von Interesse, einiges über die Verdaubarkeit der Trichosphaerium-Bestandteile zu ermitteln. Sofort nach der Aufnahme in den Weichkörper bildet sich um das gefressene Tier ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum, d. h. es wird in eine große Vacuole eingeschlossen. Die Vacuolenflüssigkeit muß ziemlich stark sauer sein, denn nach wenigen Minuten waren die Stäbchen der Hülle bereits gelöst. Bekanntlich konnte schon wiederholt bei Protozoen das Vorhandensein von Säure in den Nahrungsvacuolen nachgewiesen werden, so z. B. von Meißner [88] durch das Rotwerden des Alkannafarbstoffes bei Fütterungsversuchen mit Öltropfen. Nach ungefähr 6—8 Stunden ist der Weichkörper so weit verdaut, daß nur die in demselben enthaltenen unverdaubaren Nahrungsreste und die Kerne übrig sind (Fig. 1 Taf. X). Die letzteren leisten am längsten Widerstand, doch erleiden sie beim weiteren Fortschreiten der Verdauung eigentümliche Strukturveränderungen, die in dem Kapitel über die Kernverhältnisse genauer geschildert werden sollen. Die Hülle scheint nach der Lösung der Stäbchen unverändert zu bleiben, was ja gut mit ihrer Resistenz gegen Säuren und Alkalien übereinstimmt.

Die nicht verdaubaren Nahrungsreste werden von den Trichosphaerien allmählich zu größeren Klumpen zusammengeballt und dann ausgestoßen: oft bleiben sie aber noch lange Zeit im Innern des Weichkörpers und werden durch eine vom Plasma abgeschiedene Kittsubstanz zu stark lichtbrechenden, kugeligen Körpern umgebildet, die ich, weil sie bei schlickbewohnenden Rhizopoden sehr verbreitet sind, mit einem besonderen Namen als Sterkome[1]) bezeichnen will.

3. Die Sterkome (Fig. 14 Taf. X). Daß die Sterkome nur Ballen unverdaubarer Nahrungsreste darstellen, soll weiter unten experimentell nachgewiesen werden. Im ausgebildeten Zustand besitzen die mit diesem Namen belegten Gebilde die Gestalt einer Kugel oder häufiger noch die eines mehr oder minder gestreckten Rotationsellipsoids. Ihr Durchmesser wechselt zwischen 10—30 μ, nur ein einziges Mal habe ich ein Individuum mit Sterkomen von nur etwa 6 μ Durchmesser gefunden. Ihre Farbe ist sehr mannigfaltig und spielt in allen Tönen des Grau und Braun, selbst fast ganz schwarze Kugeln kann man beobachten. Ihre Konturen sind glatt und besitzen sie bedeutendes Lichtbrechungsvermögen. Sie verleihen, wenn in größerer Menge vorhanden, dem Weichkörper ein ganz dunkles und undurchsichtiges Aussehen. Die Bestandteile der Sterkome sind der verschiedensten Art, doch meist schwer zu definieren, am leichtesten erkennbar sind Diatomeenreste, Spongiennadeln, Quarzstückchen und sonstige mineralische Einlagerungen. Von organischen Resten kann man nur Cellulosemembranen und

[1]) Nach einem Vorschlag von Herrn Geheim-Rat F. E. Schulze.

bisweilen Stärkekörner mit Sicherheit nachweisen. Die vom Weichkörper abgeschiedene Kittsubstanz, welche die verschiedenen Fremdkörper des Sterkoms zusammenhält, besitzt weiche Konsistenz, so daß man die Sterkome unter dem Deckglase platt drücken kann. Sie scheint der Substanz, aus welcher die Gallerthülle gebildet ist, nahe zu stehen, wenigstens stimmt sie mit ihr im Verhalten gegen Farbstoffe (vgl. das Kapitel über die Gallerthülle) überein. Die Sterkome sind resistent gegen kalte wie heiße Säuren und Alkalien, sie verwesen daher auch nicht, wenn der Weichkörper des Tieres zerfällt. Man findet sie häufig als einzigen Inhalt in den Hüllen abgestorbener Individuen. Wenn dann im Laufe der Zeit auch die Hülle zerstört wird, bleibt nur ein Häufchen von Kugeln übrig, das bei oberflächlicher Betrachtung mit schwachen Vergrößerungen leicht Schizogone vortäuschen kann.

Daß in der Tat die älteren Forscher Sterkome und ähnliche Gebilde für Keimkörper und sonstige Fortpflanzungsstadien gehalten haben, hat Rhumbler [92] wahrscheinlich gemacht. Er wies nach, daß die Keimkugeln, die M. Schultze (64) bei Foraminiferen beschreibt, teils Eisenkiesablagerungen in verwesten Weichkörpern sind, teils aber Gebilde, welche den hier geschilderten Sterkomen sehr ähnlich sind. Auch die „propagative bodies“ Carters [76] sind nichts weiter als Sterkome. Carter fand diese Gebilde bekanntlich sogar in fossilen Foraminiferen, und ist bereits Bütschli [80] der Auffassung, daß es Fortpflanzungskörper seien, entgegengetreten. Er sagt Seite 139: „Schon die allmähliche Bildung dieser Kugeln aus kleinen molekulären Körnchen, die, ohne von einer Hülle umschlossen zu sein, sich zu den erwähnten Kugeln zusammengruppieren, läßt die Bedeutung derselben als Fortpflanzungskörper sehr zweifelhaft erscheinen. Zu völliger Gewißheit scheint jedoch dieser Zweifel erhoben, wenn wir ferner beachten, daß diese Kugeln sich durch ihre Resistenz, selbst gegen die stärksten Mineralsäuren und kochende Alkalien, als Körper ausweisen, die unmöglich von lebendiger, tierischer Substanz gebildet sein können“.

Bei anderen Rhizopoden sind die Sterkome zwar nicht für Fortpflanzungskörper, aber für wichtige Bestandteile des Plasmas gehalten worden. So bei Hyalopus (Gromia) dujardini. Max Schultze [54] schildert bei dieser Form eingehend braune Körper, die den Hauptbestandteil des Plasmas bilden und sich bei keinem anderen Rhizopoden finden sollen. Die Resistenz gegen Säuren und Alkalien war ihm schon bekannt. Gruber [84] fand die braunen Kugeln vereint mit blassen Körpern vor und sagt von ihnen: „Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß die Körner (braune und blasse Kugeln) hier die feinsten Nahrungsbestandteile verarbeiten und verdauen, während das ungeformte Plasma (der Pseudopodien) auf Nahrungserwerb ausgeht“. Dieser Forscher hält also, ähnlich wie Schultze, die braunen Kugeln für „geformtes Plasma“. Mir selbst [94a] gelang es dann, durch Kernfärbung unter Anwendung der Schnittmethode nachzuweisen, daß die blassen Kugeln Grubers die Kerne sind, doch vermochte ich über die Natur der braunen Kugeln auch nichts genaueres anzugeben. Daß sie unwichtige Bestandteile des Weichkörpers waren, schien daraus hervorzugehen, daß sie bei Ausschwärmen der Sporen mit den Nahrungsresten in der Schale zurückblieben.

In demselben Jahre schilderte dann Rhumbler bei der Foraminifere Saccammina [94] Schlickkugeln und Fäkalballen als Inhaltsgebilde des Weichkörpers und leerer Schalen und machte ihre Entstehung durch Zusammenballen aufgenommener unverdaulicher Nahrungsreste plausibel. Dies brachte mich auf den Gedanken, die braunen Kugeln von Hyalopus und Trichosphaerium mit den Schlickkugeln von Saccammina zu vergleichen. Mein Aufenthalt an der norwegischen Küste bot mir reichliche Gelegenheit hierzu, und konnte ich mich von der großen Ähnlichkeit der Bildungen überzeugen. Überdies fand ich die braunen Kugeln bei fast allen

schlammbewohnenden Rhizopoden in übereinstimmender Weise vor. Die Angaben Rhumblers [94] konnte ich vollkommen bestätigen.

Um die auf diese Weise wahrscheinlich gewordene Entstehung der Sterkome aus Nahrungsresten experimentell zu beweisen, brachte ich Trichosphaerien (und Hyalopus) in Kulturgefäße, in welchen Farbstoffe suspendiert waren, die allmählich alle Nährsubstrate bedeckten, von den Tieren mitgefressen wurden und nun deutlich die Umwandlung der Nahrungsreste in Sterkome demonstrierten. Ich verfuhr hierbei folgendermaßen: Chinesische Tusche, Indigo oder Karmin (die beiden ersten Farbstoffe sind geeigneter, weil Karmin in geringen Quantitäten im Meerwasser gelöst wird) wurden fein in Seewasser verrieben und in nahrungsreichen Kulturgefäßen verrührt. Nach einigen Tagen waren mit den Nährsubstraten alle kleinen Farbstoffpartikel auf den Boden gesunken und bedeckten alle Körper mit einem dichten Überzug. Nun wurden die Gefäße mit den Rhizopoden beschickt und einige Tage in Ruhe gelassen. Nachdem ich mich an einzelnen herausgefangenen Trichosphaerien überzeugt hatte, daß die Farbstoffe mit der Nahrung aufgenommen waren und dicht den Weichkörper durchsetzten, wurden die Versuchstiere aus den Farbstoffgläsern herausgenommen und in reines Meerwasser, das nur Diatomeen als Nahrung enthielt, gebracht, und dann täglich einige Individuen genau untersucht. Dabei zeigte es sich deutlich, daß die anfangs locker mit den Nahrungsstoffen durch den Weichkörper verteilten Farbstoffkörnchen allmählich in einzelnen Vacuolen konzentriert und immer dichter aneinander gelagert wurden, bis schließlich typische Sterkome gebildet waren, die mit Farbstoffkörnchen mehr oder weniger dicht durchsetzt waren. Der ganze Prozeß dauerte ungefähr eine Woche.

Häufig fand ich fertige, gefärbte Sterkome frei auf dem Boden der Kulturgefäße neben den Trichosphaerien, wodurch bewiesen ist, daß sie aus dem Weichkörper ausgestoßen werden können. Andererseits lehrte aber die Tatsache, daß ich noch zehn Wochen nach der Entfernung der Tiere aus den Farbstoffgefäßen gefärbte Sterkome im Weichkörper vorfand, wie lange die letzteren zurückbehalten werden können. Besonders schienen hierbei die mit Tusche schwarz gefärbten Sterkome bevorzugt zu werden. Eine mit diesem Verhalten vergleichbare Erscheinung konnte ich im Hafen des Puddefjords zu Bergen beobachten. Dort befinden sich von den zahlreichen verkehrenden Dampfern viele Kohlenstücke im Schlick. Die daselbst gefangenen Trichosphaerien[1]) besaßen nun stets Sterkome, die dicht mit Kohlenpartikeln erfüllt waren, und sie behielten dieselben über zwei Monate im Aquarium bei sich. Auch Gruber [84] fand im Hafen von Genua Gromien und Hyalopus dicht mit Kohlenstückchen erfüllt. Die Aufnahme und das Zurückbehalten schwarzer Fremdkörper im Plasma ist vielleicht bei diesen Rhizopoden durch größeres Wärmebedürfnis bedingt; die mehr Wärmestrahlen absorbierenden Körper werden vielleicht deshalb vor anderen bevorzugt. Die experimentelle Prüfung dieser Frage dürfte, wie es mir nach meinen biologischen Beobachtungen scheint, nicht ohne interessante Resultate sein, und würden bei einem vergleichenden Studium zahlreicher Protozoen sich bedeutende Differenzen finden lassen (vgl. die Anmerkung).

Daß Protozoen, besonders Rhizopoden, Fremdkörper ohne Nährwert lange Zeit mit sich herumschleppen, ist schon wiederholt beobachtet. Gruber [85], der manche Amoeben ganz mit Sand vollgestopft fand, vermutet, daß die Fremdkörper nicht ausgestoßen werden, weil durch sie das weiche Protoplasma eine gewisse Festigkeit erlangt.

[1]) Ebenso Hyalopus, Stortosphaera und einige Gromien, nicht hingegen Astrorhiza, Saccammina und verschiedene andere Foraminiferen, obwohl sie auch Sterkome besaßen.

Einen anderen ganz plausibeln Grund führt noch Meißner [88] an, nämlich „daß durch Anhäufung großer und fester Partikel in der Mitte des Plasmas die Oberfläche des Rhizopodenkörpers, die dem Gasaustausche und der Ernährung durch Endosmose hauptsächlich dient, vergrößert wird“. Endlich möchte ich noch hinzufügen, daß es für schlammbewohnende Tiere vorteilhaft ist, wenn ihr Körper durch Aufnahme von Fremdkörpern schwerer wird. Sie werden bei Strömungen nicht so leicht mit fortgerissen und sinken, wenn es geschieht, schneller wieder in ihr Nahrungsgebiet zurück.

Wenn man die Trichosphaerien aus dem Schlick entfernt und sie in ganz andere Lebensbedingungen bringt, ihnen z. B. nur Siphoneen als Nahrung gibt, so verlieren sie allmählich die Sterkome ganz und können aus Materialmangel keine neuen bilden. Sie erhalten dadurch ein sehr viel reineres Plasma und eignen sich besser für das genauere Studium der Fortpflanzungsvorgänge und der Plasmastruktur, weshalb ich hauptsächlich sterkomfreie Individuen für meine Studien benutzt habe. In großen Massen finden sich derartige Tiere an den Seitenwänden der Aquarien, die ja meistens mit einem dichten Filz von Algen bedeckt sind, in denen wenig unverdauliche Substanzen enthalten sind. Bei reiner Diatomeennahrung werden auch keine Sterkome gebildet, die Kieselpanzer dieser Organismen sind wohl zu groß, um noch zu größeren Kugeln zusammengebacken zu werden.[1]) Eine ähnliche Beobachtung scheint Rhumbler [92] bei Truncatulina gemacht zu haben. Während er in allen aus Bodenproben stammenden Tieren die Schlickkugeln vorfand, fehlten sie stets bei Individuen, welche von Bryozoen- und Hydrozoenstöcken abgesucht worden waren.

Die eigentümlichen gelben Körperchen, welche Rhumbler unter dem Namen „Xanthosomen“ bei Saccammina beschreibt und die sich zwischen den Sterkomen und in denselben eingelagert finden, habe ich bei Hyalopus ebenfalls gefunden. Bei Trichosphaerium scheinen sie zu fehlen; hier werden sie durch die im nächsten Kapitel zu schildernden Exkretkörner ersetzt, die sich häufig in den Sterkomen eingebacken vorfinden. Rhumbler hat die Vermutung ausgesprochen, daß die Xanthosomen aus den Exkretkörnern unter dem Einfluß der Sterkome entstehen, weil er vor der Bildung der Fäkalballen nur Exkretkörner vorfand, dann aber nur Xanthosomen. Demgegenüber kann ich angeben, daß bei Hyalopus Exkretkörner und Xanthosomen sich zugleich und in gleichen Mengen in den Sterkomen beobachten lassen.

4. Exkretkörner (Fig. 15, 16 Taf. X). Die Inhaltsgebilde des Protoplasmas, welche ich unter diesem Namen genauer schildern will, sind von allen andern durch außerordentlich starkes Lichtbrechungsvermögen unterschieden. Sie finden sich in gleicher Weise bei den Schizonten und Sporonten, treten aber in sehr wechselnder Menge auf. Man findet Individuen, die dicht damit erfüllt sind, während andere nur wenige kleine Körnchen enthalten. Es hat sich gezeigt, daß dieser Unterschied von der Art der Nahrungsmittel abhängt. Die tierische Nahrung begünstigt die Entstehung der Gebilde, bei pflanzlicher sind sie selten. Weiter unten werde ich näher auf diese interessanten Verhältnisse eingehen.

Wie die Menge, so variirt auch die Größe der Körner bedeutend (von 1—16 μ). Sie treten in mannigfaltiger Gestalt auf (Fig. 15); man findet kugelige, ellipsoidale, hantelförmige, ganz unregelmäßige, aber auch polyedrische, kristallähnliche mit scharfen Kanten oder büschel- und garbenförmige, zusammengesetzte Bildungen, die aus zahlreichen Nadeln oder schief abgestutzten Prismen bestehen. Seltener finden sich einzelne Nadeln, und sind dieselben stets sehr klein. Drusen, aus Bündeln kleiner Nadeln bestehend, habe ich nur wenige Male beobachtet.

---

[1]) Vgl. Fig. 1 und 2 Taf. X und XI.

Manche Kristallkonglomerate besaßen abgerundete Ecken und waren teils von geraden, teils von krummen Flächen begrenzt. Bei sehr starker Vergrößerung konnte man bei allen noch eine feinere Struktur erkennen (Fig. 16). Dieselbe machte sich als eine feine Streifung bemerkbar, wobei die Streifen entweder parallel waren oder radiär von einem Punkte ausstrahlten. Der feinere Bau der Körner ist demnach auch kristallinisch, und zwar sind sie Aggregate kleinster nadelförmiger Kristalle, wie die Art ihrer Auflösung in stark verdünnten Säuren lehrte.

Die Farbe der Körner ist bei durchfallendem Licht grüngelb bis graubraun; bei auffallendem Licht sind sie stark glänzend und opak. Besonders charakteristisch für sie ist, daß sie im polarisierten Licht deutlich doppeltbrechend erscheinen.[1])

Ähnliche Gebilde wie die hier beschriebenen sind schon lange bei zahlreichen Protozoen bekannt und wahrscheinlich überall verbreitet, nur können sie, wenn sie spärlich und klein vorkommen, leicht übersehen und mit anderen Einschlüssen zusammengeworfen werden. Eine recht vollständige Zusammenstellung der Angaben über diese Gebilde findet sich in Schewiakoff's Arbeit über die Exkretkörner bei Paramaecium [93]. Über die chemische Natur der Körner wie über ihre Bedeutung liegen nur wenige Angaben vor, und sind dieselben zum Teil sich widersprechend; außerdem beziehen sie sich fast ausschließlich auf Infusorien.

Bei Rhizopoden ist nichts sicheres über dieselben bekannt.[2]) Rhumbler [94] und ich [95] haben sie zwar bei Foraminiferen beschrieben, aber keine chemische Untersuchung vorgenommen, so daß unsere Deutung als Exkretkörner nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit besitzt.

Der Name „Exkretkörner“ rührt von Bütschli [78] her, der sie für Endprodukte des Stoffwechsels erklärte und ohne chemische Untersuchung auf Grund ihrer kristallinischen Beschaffenheit die Vermutung aussprach, daß sie aus oxalsaurem Kalk bestehen könnten.

Von einer Anzahl Forscher wurden die Körner wegen ihrer Gestalt und Farbe und wegen des Verhaltens gegen Säuren mit Harnkonkrementen verglichen, so von Wrzesniowski [70], Entz [79], der darin harnsaures Natron vermutet (auf Grund von Vergleichen mit den Harnkonkrementen in den Malpighischen Gefäßen der Insekten), Maupas [83], der die Doppelbrechung zuerst nachwies, und endlich Rhumbler [92], welcher durch die Murexidreaktion Harnsäure nachgewiesen haben will. Rhumbler ist der Erste, welcher eine genauere chemische Untersuchung der Exkretkörner (bei Stylonychia) vorgenommen hat. Nach ihm hat Schewiakoff [93] in einer sehr eingehenden Arbeit bei Paramaecium dieselben Körner studiert, kommt aber zu einem ganz abweichenden Resultat; er findet nämlich, daß sie aus phosphorsaurem Kalk bestehen, oder vielmehr, daß die Exkretkörner zum größten Teil Calcium sowie Phosphorsäure enthalten. Die Angaben Rhumblers hält er für irrtümlich. In einer neueren Arbeit hält Rhumbler [95, S. 155] seine früheren Aussagen aufrecht und fügt als Stütze seiner Ansicht hinzu, das auch Griffith[3]) in Infusorien durch die Murexidprobe Harnsäure nachgewiesen habe.

Diese Kontroverse schien es mir wünschenswert zu machen, beide Reaktionen auf phosphorsauren Kalk und auf Harnsäure bei den Exkretkörnern von Trichosphaerium zu versuchen.

Chemische Natur der Exkretkörner. Ich will hier nicht die einzelnen Versuche über die Löslichkeit der Körner in verschiedenen Lösungsmitteln anführen. Das Resultat war, daß

[1]) Da die Stäbchen der Schizontenhülle bei der Untersuchung dieser Inhaltsgebilde besonders störend sind, wurden für die Untersuchung der Exkretkörner hauptsächlich Sporonten verwendet, dann aber die Resultate auf Schnitten durch Schizonten kontrolliert. Die Exkretkörner beider Formen zeigten keinerlei Abweichungen.

[2]) Als Exkretkörner mit Wahrscheinlichkeit zu deutende Gebilde wurden bei vielen Rhizopoden von Auerbach, Carter, Ray Lankester, F. E. Schulze und Anderen beobachtet, ohne daß aber eine Deutung versucht wurde.

[3]) Proc. R. Soc. Edinburgh. vol. XVI, p. 131—135.

sie sich genau so verhalten, wie die Exkretkörner des Paramaecium nach Schewiakoffs [93] Angaben. Das Verhalten läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Körner leicht löslich sind in Mineralsäuren und Alkalien, schwer löslich in konzentrierter Essigsäure und verdünntem Ammoniak, leichter in verdünnter Essigsäure und Ammoniak, unlöslich in Wasser, Alkohol Äther, Schwefelkohlenstoff.

a) Reaktion auf phosphorsauren Kalk. Zu dieser und den nachfolgenden Reaktionen wurden nur Sporonten verwendet, weil die Hüllenstäbchen der Schizonten einwandsfreie Versuche bei dieser Form verhinderten.

1. Nachweis von Calcium. Mehrere große Sporonten mit sehr großen Exkretkörnern wurden in absolutem Alkohol entwässert und hierauf in einen Tropfen fünfprozentiger Essigsäure gebracht. Nachdem die Exkretkörner gelöst waren, wurde auf dem Objektträger eine Spur von Ammoniumoxalat zugesetzt. In und in der Nähe der Sporonten traten bald darauf kleine Kristalle von oxalsaurem Kalk auf. Setzte ich an Stelle des Ammoniumoxalats Schwefelsäure hinzu, so traten die leicht erkennbaren Nadeln von schwefelsaurem Kalk auf.

2. Nachweis von Phosphorsäure. Zu mehreren trockenen Sporonten wurde ein Tropfen einer Mischung von molybdänsaurem Ammoniak und Salpetersäure zu gleichen Teilen hinzugefügt. Die Exkretkörner wurden sofort gelöst, und in und an den Sporonten wurden die grüngelblichen Kristalle von phosphorsaurem Ammoniummolybdat ausgeschieden.

Aus dieser Reaktion ergibt sich, daß die Exkretkörner von Trichosphaerium dieselbe chemische Zusammensetzung (soweit sich das bei unseren mikrochemischen Reaktionen überhaupt erkennen läßt) haben, wie bei Paramaecium nach Schewiakoffs Resultaten; sie enthalten zum größten Teil Calcium und Phosphorsäure und bestehen wahrscheinlich aus phosphorsaurem oder saurem phosphorsaurem Kalk [$Ca_3(PO_4)_2$ oder $Ca_2H_2(PO_4)_2$].

b) Murexidreaktion. Die Reaktion, welche Rhumbler [92] ausführte, ist, wie bereits Bütschli und Schewiakoff eingewendet haben, gar keine Murexidprobe, weil er angibt, daß die Exkretkörner nach dem Verdampfen der Salpetersäure erhalten geblieben waren, während bei dieser Reaktion die Harnsäure gelöst und in Purpursäure übergeführt wird. Rhumbler gibt diesen Irrtum zu, erklärt aber seine Auffassung dadurch, daß er das Verdampfen der Salpetersäure nicht unter dem Mikroskop verfolgt habe und daß möglicherweise die Purpursäureniederschläge an die Stelle der Exkretkörner getreten seien und so das Vorhandensein der letzteren vorgetäuscht hätten.

Um die Trichosphaerien auf Harnsäure zu untersuchen, brachte ich einen großen, durch Zentrifugieren erhaltenen Klumpen derselben, nachdem er getrocknet war, in Salpetersäure. Nach Verdampfen der Flüssigkeit war der Rückstand braunrot, nicht rein rot, wie es für reine Harnsäure charakteristisch ist; doch zeigten sich hierin bei öfters vorgenommenen Reaktionen Verschiedenheiten, bald spielte die Farbe mehr ins Braun, bald mehr ins Rot. Jedenfalls traten aber in den meisten Fällen bei Zusatz von Kalilauge mehr oder weniger zahlreiche, intensiv blau gefärbte Körnchen auf; ebenso zeigten sich bei Ammoniakzusatz rote Körper, so daß Harnsäure ohne Zweifel in den Trichosphaerien vorhanden ist. Die Harnsäurekristalle aber unter den Exkretkörnern heraus zu erkennen, dürfte sehr schwierig sein. Hiernach halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß auch bei anderen Protozoen die unter dem Namen „Exkretkörner“ zusammengefaßten Gebilde verschiedene chemische Zusammensetzung haben, und wird man sich vor Verallgemeinerungen hüten müssen.

Über die Bildung der Exkretkörner hat Schewiakoff [93] angegeben, daß sie zuerst in Nahrungsvacuolen auftreten und später in das Plasma übergehen. Auch ich fand die kleinsten

Exkretkörner häufig in Vacuolen, die halbverdaute Nahrung enthielten, konnte jedoch niemals frei im Plasma befindliche Körner entdecken, sondern bei den Trichosphaerien lagen sie stets in Vacuolen eingeschlossen. Während Schewiakoff eine Ausstoßung der Exkretkörner mit den Nahrungsresten nie beobachten konnte und wahrscheinlich zu machen sucht, daß dieselben wiederum im Plasma gelöst und im flüssigen Zustande durch die kontraktile Vacuole nach außen entleert werden, habe ich bei Trichosphaerium die Ausstoßung direkt beobachten können; überdies enthalten die Sterkome häufig einige Exkretkörner, wie bereits früher erwähnt wurde. Eine Hinausbeförderung in gelöstem Zustand durch eine pulsierende Vacuole kommt natürlich bei Trichosphaerium überhaupt nicht in Frage.

Übrigens scheinen auch bei den Infusorien die Verhältnisse verschieden zu sein. Stein [82] z. B. hat bei Paramaecium bursaria die Ausstoßung der Exkretkörner mit den Kotballen durch den After beobachtet.

Bei Foraminiferen habe ich bereits früher [95] gezeigt, daß bei tierischer Nahrung die Exkretkörner zahlreicher und größer werden als bei pflanzlicher. Wenn Patellina Copepoden oder Infusorien verzehrt, ist sie mit großen Kristallen dicht erfüllt, bei Diatomeennahrung verschwinden sie fast vollständig. Auch bei Trichosphaerium konnte ich diese Abhängigkeit der Exkretkornbildung von der Nahrung experimentell nachweisen. Kultiviert man die Tiere auf Diatomeenrasen, so bleiben sie fast ganz frei von den Körnern; wenn solche vorhanden sind, besitzen sie eine winzige Größe. Lebende Tiere vermögen die Trichosphaerien nicht zu fangen; ich zentrifugierte daher eine Menge Copepoden und Infusorien aus dem Seewasser heraus, zerquetschte sie und brachte den Brei auf die Deckglaskulturen der Trichosphaerien; schon nach wenigen Tagen waren sie reich mit großen Exkretkristallen erfüllt, die bei Diatomeennahrung schnell wieder verschwanden. Diese Beobachtungen erklären auch die Tatsache, daß die an den Wänden der Aquarien lebenden Tiere viel spärlichere Exkretkörner enthalten als die im Schlamm auf dem Boden lebenden; hier befinden sich viele Tierleichen, die zu Boden gesunken sind, dort nur Pflanzen als Nahrung. Daß bei hungernden Trichosphaerien die Exkretkörner verschwinden, ist verständlich (vgl. das Kapitel über das Verhungern).

Auch Schewiakoff [93] erhielt bei Paramaecium größere Exkretkörner, wenn er in seiner Heu-Infusion ein Stück Fleisch abkochte. Er gibt auch eine plausibele Erklärung für diese Tatsache, die auf Trichosphaerium ebenfalls angewendet werden kann. „Bekanntlich enthalten die Muskeln gelösten phosphorsauren Kalk (in der Fleischasche 3.19 Prozent phosphorsaurer Kalk), welcher bei der Nahrungsaufnahme in die Nahrungsvacuolen aufgenommen wird und daselbst bei der Verdauung (Entziehung von Verdauungsstoffen) sich in Kristallen ausscheidet.“

5. Verschiedene Körnchen, Fett, Reservestoffe usw. Von den zahlreichen körnerartiger Bildungen, die sich in der Grundsubstanz des Plasmas suspendiert befinden, läßt sich wenig sicheres aussagen, weil unsere Kenntnisse über die chemische Natur der feinsten Stoffwechselprodukte nur sehr geringe sind. Überdies läßt die mikrochemische Methodik uns bei den Eiweißstoffen fast ganz im Stiche.

Am leichtesten erkennbar sind noch fettartige Stoffe durch die Osmiumreaktion. Auch bei Trichosphaerium finden sich bisweilen im Plasma kleine kugelige Tröpfchen von 1—2 μ Größe und starkem Lichtbrechungsvermögen, die bei Osmiumbehandlung schwarz werden und in Alkohol und Äther löslich sind. Doch finden sich solche Fettröpfchen nur selten und spärlich bei diesem Rhizopoden, obwohl ich zahlreiche Individuen in verschiedenen Entwicklungsstadien daraufhin untersucht habe. Wenn sie vorhanden waren, kamen sie nur vereinzelt im Plasma zerstreut vor; große Öltropfen, wie man sie bei zahlreichen Schlickbewohnern vorfindet, habe ich bei Trichosphaerium nicht beobachtet.

Den Fettküchelchen ähnliche Körnchen, die sich aber mit Osmiumsäure nicht schwärzen und in Alkohol und Äther erhalten bleiben, finden sich stets in reichlicher Menge im Plasma. Sie besitzen nicht so starkes Lichtbrechungsvermögen wie die Fettkörner, sind kugelig oder oval, 1—2 μ groß und bald in den Ecken zwischen den Plasma-Alveolen einzeln oder in kleinen Häufchen gelagert, bald bilden sie ganze Inseln im vacuolären Plasma. Es scheinen plasmatische Bildungen zu sein, wenigstens spricht hierfür die Tatsache, daß sie sich mit allen Farbstoffen stets ebenso wie die Substanz der Alveolenwände färbten.

Rhumbler [94] beschreibt bei Saccammina ganz ähnliche Körperchen und macht den interessanten Versuch, sie aus der Wabenstruktur des Plasmas abzuleiten. Er bezeichnet sie als „Wabenkörperchen" und glaubt, daß sie aus Kofluenz der Wandmasse geplatzter Vacuolen entstanden sind. Da Rhumbler nur konserviertes Material besaß, kann die Möglichkeit, daß die Konservierung derartige Körnchen durch Zerstörung von Alveolen hervorgebracht hat, nicht von der Hand gewiesen werden. Er faßt diese Möglichkeit auch ins Auge, hat aber einen etwas anderen Gedankengang. Es ist ihm sehr wahrscheinlich, daß man die Wabenkörperchen in der lebenden Sarkode nicht antreffen wird. Hier werden dieselben jedenfalls sehr rasch sich mit der Wandmasse noch ungeplatzter Vacuolen vereinigen, so daß ihre Existenz sich vielleicht wegen der Schnelligkeit, mit der sie verschwinden, nicht beobachten läßt. So weit kann ich diesem Autor beistimmen; wenn er aber meint, daß der Alkohol (und sein Material war nur in 70 prozentigem Spiritus konserviert) die Verschmelzungserscheinungen festgehalten hätte, die im Leben ungemein schnell verlaufen dürften, so muß ich hiergegen anführen, daß nach meiner Erfahrung Alkohol allein bei Saccammina ebenso wenig wie bei anderen Rhizopoden das Plasma gut fixiert, sondern stets bedeutende Schrumpfungserscheinungen hervorruft. So denke ich mir auch bei Saccammina die Wabenkörperchen durch Schrumpfung von Alveolen entstanden. — Für Trichosphaerium trifft diese Erklärung nicht zu, weil die fraglichen Körperchen auch im lebenden Plasma vorhanden sind, und zwar nicht verschwinden und wieder auftauchen, sondern lange Zeit an derselben Stelle zu beobachten sind. Ich möchte diese Gebilde daher am ehesten für körnig strukturiertes Plasma halten, obwohl auch die Ansicht, daß es Stoffwechselprodukte, etwa Reservestoffe, sind, nicht ganz von der Hand zu weisen ist, namentlich mit Rücksicht auf ähnliche körnige Gebilde im Plasma der Coccidien, die sogenannten karminophilen Granula, die sich ebenfalls gegen Farbstoffe wie das Plasma verhalten.

Mit mehr Sicherheit als Reservestoffe anzusprechen sind Gebilde, die sich nur bei bestimmten Entwicklungsstadien des Trichosphaerium finden. Bei der Encystierung der Schizonten und bei der Sporulation der Sporonten treten im Plasma zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen auf, die dann bei der weiteren Entwicklung der Cysten und der Schwärmer wieder verschwinden, also wohl resorbiert werden.

Über die chemische Natur dieser Körnchen habe ich verschiedene Reaktionen auf Eiweißstoffe vorgenommen:

1. in Jodlösung färben sie sich gelb bis braun,
2. in Pikrinsäure färben sie sich gelb,
3. in Millons Reagens[1]) färben sie sich ziegelrot,
4. in Hämatoxylin-Eosin färben sie sich rot,
5. in Flemmings Dreifarbengemisch[2]) färben sie sich orange.

---

[1]) Quecksilber 10 g, rauchende Salpetersäure 10 ccm, Wasser 20 ccm.

[2]) Safranin — Gentianaviolett — Orangegelb.

Sie sind leicht löslich in Ammoniak, Mineralsäuren und Essigsäure; unlöslich in Wasser, Glyzerin, Alkohol und Äther. Ihre chemische Zusammensetzung scheint demnach mit den Proteinkristalloiden übereinzustimmen, die ja auch meistens als Reservestoffe funktionieren. Trotz des gleichartigen Verhaltens gegen die hier aufgezählten Farbstoffe und Reagentien scheinen doch die Reservekörnchen der Schizonten und Sporonten nicht identisch zu sein, was daraus hervorgeht, daß die letzteren bei Lebendfärbung mit Bismarckbraun tief braun gefärbt werden während die ersteren farblos bleiben.

6. Commensale Algen (Zooxanthellen) (Fig. 12, 13 Taf. X; Fig. 52—57 Taf. XII). Labbé [95] gibt an, bei Trichospaerien in Roscoff Zooxanthellen beobachtet zu haben. Außer dieser Behauptung findet sich Näheres über diesen Gegenstand nicht in der Literatur.

In der Tat findet man nicht selten Trichosphaerien, die zahlreiche braune, kugelige oder ovale Zellen enthalten, die große Ähnlichkeit mit gewissen commensalen Algen besitzen, die man unter dem Sammelnamen „Zooxanthellen" bei zahlreichen Proto- und Metazoen beschrieben hat. Bei Trichosphaerium findet man diese Zellen jedoch durchaus nicht immer, sondern es scheinen nur gelegentliche Mitbewohner des Weichkörpers dieses Rhizopoden zu sein. Ich habe sie nur in den vegetativen Stadien der Schizonten und Sporonten häufiger beobachtet. Beim Beginn der Fortpflanzung scheinen sie, wie alle übrigen Fremdkörper, vom Weichkörper ausgestoßen zu werden, während ich bei hungernden Tieren wiederholt beobachtet habe, daß die braunen Zellen im Schwärmerzustand den Wirt verließen, wie weiter unten genauer geschildert werden soll. Obwohl doch Trichosphaerium sonst alles mögliche frißt, habe ich nie eine Andeutung davon gesehen, daß auch diese braunen Zellen verdaut werden; man findet sie stets unversehrt im Plasma, selbst bei hungernden Individuen.

Obwohl auch bei Rhizopoden (s. str.) in zahlreichen Fällen Zooxanthellen beobachtet sind, fehlen doch genauere Angaben über diese Gebilde in dieser Protozoengruppe vollständig. Meistens geben die Beobachter nur an, daß sie braune oder gelbe Einschlüsse des Protoplasmas gesehen hätten, die man vielleicht als Zooxanthellen ansprechen könnte. Daß es sich wirklich darum handelt, wurde bewiesen nur in ganz wenigen Fällen, meines Wissens nur in drei: von Brandt [83] bei Globigerina und von Bütschli [86] bei Orbitolites und Peneroplis. In allen drei Formen waren aber die Gebilde sehr voneinander verschieden, so daß ich nicht glaube, daß man sie in einer Algengattung unterbringen kann. Überhaupt sind die unter dem Namen „Zooxanthella" bekannten Gebilde sehr verschiedener Natur; daher war es notwendig, die braunen Zellen von Trichosphaerium genauer zu untersuchen, um zu sehen, ob sie zu bekannten commensalen Algen Beziehungen aufweisen.

Die braunen Zellen von Trichosphaerium, die regellos durch das ganze Plasma zerstreut sind, besitzen einen Durchmesser von 6—15 μ und zeigen im Leben eine braune bis braunviolette Farbe. Dieselbe stimmt ziemlich genau mit der Farbe überein, die F. E. Schulze [78] bei den Zooxanthellen von Hircinia variabilis beschrieben hatte, wie ich mich selbst an frischen Hircinien überzeugen konnte.[1]) Im übrigen sind die Formen aber nicht identisch, wie aus der folgenden Beschreibung hervorgehen wird.

Die Zellen besitzen eine starke, doppelt konturierte Membran, die bei kleineren farblos, bei großen leicht bräunlich gefärbt erscheint. Die Membran färbt sich mit Jod und Schwefelsäure blau. In Salzsäure quillt sie stark auf und nimmt bei darauf folgendem Zusatz von Jodjodkalium tief violette Färbung an. In konzentrierter Schwefelsäure löst sie sich vollständig.

---

[1]) Eine goldgelbe Farbe, wie sie Brandt (a. a. O.) hier beschreibt, habe ich nicht beobachten können.

Im polarisierten Licht erscheint sie deutlich doppelt brechend. Bei großen Zellen kann man bisweilen eine undeutliche konzentrische Schichtung beobachten. Aus diesen Angaben folgt, daß die Membran aus Cellulose besteht.

Der braune Farbstoff ist an zwei Chromatophoren gebunden, die dicht unter der Membran, fast die ganze Oberfläche der Zelle einnehmend, gelagert sind (Fig. 12). Sie haben die Gestalt von zwei Kugelkalotten und lassen nur einen schmalen Ring von farblosem Plasma zwischen sich auf dem Äquator der Zelle frei. Ihre Abgrenzung gegen das Zellinnere ist wegen des starken Lichtbrechungsvermögens des körnigen Plasmas nicht zu erkennen. Bei Behandlung mit Alkohol wird, wie bei den Zooxanthellen der Actinien (nach Brandt [83]), zuerst ein roter Farbstoff ausgezogen, während der zurückbleibende grüne Farbstoff länger der Lösung widersteht.

Derartige Chromatophoren sind meines Wissens noch nicht bei Zooxanthellen beobachtet. obwohl abgegrenzte Farbstoffkörper bei den gelben Zellen der Anthozoen nach Brandt vorkommen sollen; doch finde ich keine Angaben über Gestalt und Zahl der Platten, vermag daher nicht zu sagen, ob sie ähnlich denen von Trichosphaerien sind, auch aus den Abbildungen ist nichts hierüber zu entnehmen.

Das Plasma der braunen Zellen enthält stets eine Anzahl stark lichtbrechender Körner; ein Teil derselben färbt sich mit Jod blau, ist also Stärke. Dies ist ein wichtiger Unterschied von den Zooxanthellen der Actinien, mit denen die braunen Zellen von Trichosphaerium große Ähnlichkeit, besonders in bezug auf den Farbstoff und die Größe besitzen. Dort kommt nämlich stets nur ein einziges großes hohles Stärkekorn vor, das etwas andere chemische Zusammensetzung besitzt, auch nicht doppelt brechend wie echte Pflanzenstärke ist. Es färbt sich nämlich mit reinem Jod nicht blau, sondern gelb oder braun. Brandt hat die Ansicht, daß es aus einer anderen Modifikation der Stärke besteht.

Ein Teil der Körnchen bei den Trichosphaerium-Zooxanthellen, die ebenso wie die Stärkekörnchen doppelt brechend sind, wird durch Jodbehandlung nicht verändert. Brandt, welcher feststellte, daß derartige Körnchen bei fast allen Zooxanthellen vorkommen, hält sie für Assimilationsprodukte, weil sie bei intensiver Belichtung der Organismen zahlreicher wurden. Bei Trichosphaerium besitzen sie große Ähnlichkeit mit den Exkretkörnchen, mit denen sie auch im Verhalten gegen Säuren und Alkalien übereinstimmen, soweit sich dies bei der Kleinheit dieser Bildungen ermitteln läßt; es dürfte daher nicht unmöglich sein, daß es ähnliche Bildungen sind.

Die braunen Zellen besitzen einen ziemlich großen kugeligen Zellkern, der fast stets im Zentrum der Zelle liegt. Im Leben erscheint er als helle Blase mit einem deutlichen stärker lichtbrechenden Binnenkörper. Am konservierten und gefärbten Objekt tritt ein deutliches chromatisches Netzwerk hervor, das ich für den optischen Ausdruck eines Alveolenwerks halte.

Die braunen Zellen vermehren sich durch Zweiteilung, wie dies ja von vielen Zooxanthellen bekannt ist; daher will ich nicht näher hierauf eingehen. Über die vorausgehende Kernteilung ist jedoch meines Wissens nichts Näheres bekannt geworden; daher dürften einige Angaben hierüber von Interesse sein.

Der ruhende Kern besitzt Kugelgestalt. Eine Membran vermochte ich mit den stärksten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen. Untersucht man den mit Hämatoxylin gefärbten Kern mit sehr starken Vergrößerungen, so erscheint er vollständig und gleichmäßig erfüllt von einem feinen, stärker gefärbten Netzwerk, das ich für den optischen Durchschnitt eines Alveolensystems halte; die Knotenpunkte des Netzwerks sind verdickt und am stärksten gefärbt; es macht den Eindruck, als ob hier noch besondere Körnchen eingelagert wären, indessen muß ich dies, der

großen Kleinheit dieser Strukturen wegen, unentschieden lassen. An der Oberfläche bilden die Maschen einen mehr oder weniger deutlichen Alveolarsaum, ebenso läßt sich dies um den stets in der Einzahl vorhandenen Binnenkörper beobachten. Der letztere liegt nicht immer zentral, sondern bisweilen exzentrisch, ja sogar an der Peripherie. Er besitzt kugelige oder ovale Gestalt, zeigt bedeutendes Lichtbrechungsvermögen und ist besonders stark mit Eisenhämatoxylin färbbar. Er behält bei Extrahieren den Farbstoff länger als das chromatische Gerüstwerk (Fig. 55 Taf. XII).

Netzartige Kernstrukturen sind bei Zooxanthellen bereits von Brandt beobachtet, sollen aber selten sein (nur bei den gelben Zellen von Convoluta). Meist sind nach diesem Autor die Kerne homogen. Es ist mir wahrscheinlich, daß diese Homogenität entweder durch die Fixierung hervorgebracht oder bei Anwendung zu schwacher Vergrößerungen vorgetäuscht ist; ich finde die netzige Struktur bei den Zooxanthellen der Foraminiferen auch stets sehr deutlich.

Die ersten Anzeichen für den Beginn der Kernteilung sind eine Abplattung des kugligen Kerns und die Verdoppelung des Binnenkörpers. Es ist mir wahrscheinlich geworden, daß der letztere sich durch einfache Durchschnürung teilt, weil ich bisweilen hantelförmig gestaltete Körperchen sah. Gleichzeitig hat eine Umlagerung des Alveolenwerks stattgefunden; die vorher unregelmäßig durch den Kernraum verteilten Alveolen haben sich zu parallelen Maschenzügen angeordnet, die durch den ganzen Kern von dem einen abgeplatteten Pol zum anderen ziehen. Besondere Differenzierungen an den Polen, wie Polplatten und Protoplasmakegel, sind nicht zu beobachten. Die Struktur des Kerns erinnert auf diesem Stadium sehr an die Bilder, die Lauterborn [95] bei der Kernteilung von Ceratium beobachtete. Er beschreibt auch, daß der Kernraum von parallelen Chromatinfäden durchzogen wird, die zarte Verbindungsfäden zwischen sich erkennen lassen, und faßt die Struktur ebenfalls als alveolär auf.

Ein weiteres Stadium der Kernteilung zeigt Fig. 56 Taf. XII; der Kern hat sich bereits bedeutend in der Richtung der Kernteilungsachse in die Länge gestreckt. Die Maschenzüge haben sich in der Äquatorialzone geteilt und bilden zwei durch eine ungefärbte Zone getrennte Abteilungen; beim weiteren Auseinanderrücken derselben nimmt der Kern eine sanduhrförmige Gestalt an. Die Nucleolen sind als stäbchenförmige Gebilde zwischen den Maschenzügen des Chromatins zu erkennen. Das am meisten vorgeschrittene Stadium der Kernteilung, welches ich beobachten konnte, ist in Fig. 57 Taf. XII abgebildet; die chromatischen Teile haben sich schon bedeutend voneinander entfernt. Im ungefärbten Abschnitt der Kernspindel ist genau in der Mitte zwischen den beiden Kernpolen eine intensiv färbbare Platte aufgetreten, die auf der Teilungsachse des Kerns senkrecht steht. Dieselbe dürfte ein ähnliches Gebilde sein wie die sogenannte „Zwischenplatte" Straßburger's. Sie bezeichnet die Ebene, in welcher die Trennung der beiden Tochterzellen erfolgt. Man kann sie noch deutlich nachweisen, wenn die Scheidewand zwischen den beiden Zellen schon ausgebildet ist; sie liegt als linsenförmiger Körper im Zentrum derselben. Auf diesem Stadium haben die Tochterkerne bereits wieder die Struktur des ruhenden Kerns angenommen (Fig. 54 Taf. XII).

Die Art der Kernteilung, welche hier nur in wenigen Stadien geschildert werden konnte, kann man wegen der charakteristischen fädigen Umlagerung des Chromatins nicht als direkte ohne weiteres bezeichnen. Ebensowenig ist es aber eine typische Mitose. Ich möchte sie, wie zahlreiche Kernteilungsmodi der Protozoen, die in den letzten Jahren bekannt geworden sind, als eine Zwischenstufe der mitotischen und amitotischen Kernteilung auffassen und sie am ehesten mit der Kernteilung von Ceratium nach Lauterborn [95] vergleichen, möchte aber bezüglich des Binnenkörpers die Mutmaßung aussprechen, daß er eine ähnliche Rolle spielt wie

das „Nucleolo-Centrosoma“ bei verschiedenen Amoeben und Flagellaten. Bei anderer Gelegenheit werde ich eingehender auf diese Frage, die für die Phylogenie der Kernteilung von Wichtigkeit ist, zurückkommen.

Bereits am Anfang dieses Kapitels wurde erwähnt, daß bei hungernden Trichosphaerien die Zooxanthellen die Tiere als Schwärmer zu verlassen imstande sind. Ich habe viermal Gelegenheit gehabt, diesen Vorgang zu beobachten, und will ich etwas näher darauf eingehen, weil es für die Frage nach der Zugehörigkeit der Zooxanthellen von Wichtigkeit ist.

Bei meinen Hungerkulturen schlüpften die Zooxanthellen stets auf dem Stadium der Degeneration aus, in welchem fast alle Nahrungsreste ausgestoßen waren und das Plasma anfing, grob vacuolisiert zu werden (vgl. das Kapitel über Verhungern). Die Kerne zeigten schon den Beginn der Zusammengruppierung in kleine Häufchen. Das erste Anzeichen, daß eine Zooxanthelle bald ausschlüpfen wird, besteht in einer rotierenden Bewegung des Plasmas innerhalb der Zellulosehülle. Wenn diese ziemlich lebhafte Rotation eine kurze Zeit (etwa 10 Minuten) angedauert hat, platzt plötzlich die Membran an einer Stelle, und aus dem mit zackigen Rändern versehenen Riß drängt sich teigartig das Protoplasma heraus und kriecht nach Art einer Amoebe in Gestalt eines ovalen braunen Klümpchens aus dem Wirtstier heraus (Fig. 13 Taf. X). Das Kriechen hat große Ähnlichkeit mit der Bewegung von Amoeba limax unter lebhaftem Vorwärtssprudeln des Protoplasmas. Nachdem der kleine Plasmaklumpen eine Weile umhergekrochen ist, tritt allmählich Ruhe in seinem Plasma ein; er nimmt ovale Gestalt an und bildet an einer Seite dicht unter dem Pole des Ovoids eine seichte Vertiefung. Ganz unmerklich erheben sich vom Grunde dieser Grube zwei hyaline Fortsätze, die sofort vom Beginn ihrer Erhebung an in lebhaft flirrender Bewegung sind, immer länger werden und schließlich zwei gleich lange Geißeln darstellen, mit deren Hilfe die zum Schwärmer gewordene Zooxanthelle sich fortbewegt. Gleichzeitig mit der Erhebung des Plasmas und seiner Umbildung zu Geißeln bildet sich vom Grunde der Einsenkung eine schlundartige Röhre, die etwas gebogen, eine kurze Strecke in das Plasma sich erstreckt. Bei der Beobachtung dieser Erscheinungen kam mir unwillkürlich die Idee, daß die Geißelbildung und die Schlundentstehung in ursächlichem Zusammenhang stehen, etwa derart, daß beim Hervorwachsen der Geißeln das Material hierzu den Defekt der Schlundröhre erzeugt. Eine Rolle bei der Ernährung spielt diese Röhre wohl ebensowenig hier wie bei zahlreichen andern holophytisch lebenden Flagellaten.

Die Chromatophorenplatten sind dorsal und ventral (ventral die Schlundseite) dicht unter der Oberfläche gelagert. Sie zeigen genau dieselbe Gestalt und Anordnung wie die entsprechenden Gebilde bei den Angehörigen der Flagellatengattung Cryptomonas, mit denen die Schwärmsporen auch in bezug auf Gestalt, Schlund und Geißeln übereinstimmen, so daß ich glaube mit großer Wahrscheinlichkeit die Schwärmer in diese Gattung stellen zu können.

Ich komme demnach zu dem Resultat, daß die Zooxanthellen von Trichosphaerium nicht Algen, etwa Melanophyceen (nach Brandt) sind, sondern Ruhestadien von Flagellaten, die ich zur Gattung Cryptomonas stelle und provisorisch mit dem Speziesnamen Cr. brandti zu Ehren des Erforschers der Zooxanthellen belege. Provisorisch nenne ich den Namen darum, weil es nicht ausgeschlossen ist, daß eine genaue Untersuchung des Zeugungskreises der Cryptomonadinen vielleicht eine Identifizierung mit einer schon bekannten Spezies möglich macht; vor der Hand ist dies aber bei unseren geringen Kenntnissen von den Lebensschicksalen der Flagellaten nicht möglich. Sehr gut mit meiner Auffassung stimmt die Kernteilung überein, die, wie bereits früher erwähnt, außerordentlich an die Kernteilungen der frei lebenden Flagellaten erinnert.

Ähnliche Umbildung der Zooxanthellen in Schwärmer, wie sie hier geschildert wurden,

hat Brandt [83] bei den von den Trichosphaerium-Kommensalen sehr abweichenden gelben Zellen der koloniebildenden Radiolarien konstatiert. Er nannte diese Form zuerst Zooxanthella nutricula (1881), wies dann aber (1884) darauf hin, daß das Schwärmerstadium große Ähnlichkeit mit Exuviaella marina besitzt, einer Flagellate, die Cienkowski [81] im Weißen Meere entdeckte. Klebs [84] zeigte dann, daß Exuviaella wahrscheinlich identisch ist mit Dinopyxis laevis Stein, einem Dinoflagellaten, so daß also Brandt zu dem Resultat kommt, daß die gelben Zellen von Radiolarien nur Ruhezustände der Peridinee Dinopyxis mit großer Wahrscheinlichkeit sind.

Für die gelben Zellen von Acanthometra suchte Brandt [83] Beziehungen zu ganz anderen Individuen wahrscheinlich zu machen, nämlich zu den rätselhaften Labyrinthuleen, die Cienkowski [67] entdeckt hatte. Besonders stützt er sich hierbei auf den Stärkegehalt, die gelbe Färbung und die spindelförmige oder ovale Gestalt der Zellen von Labyrinthula vitellina Cienk., die gewisse Ähnlichkeit mit den spindelförmigen Kommensalen von Acanthometra zweifellos besitzen. Sicher scheint mir dies aber durchaus nicht zu sein, um so weniger, als ich bei der nahe verwandten Labyrinthula macrocystis Cienk. mich davon überzeugen konnte, daß diese Form ein an und in Algen schmarotzender Rhizopode ist; der Stärkegehalt derselben rührt aus den verzehrten Algen her, wie ich in einer besonderen Arbeit, die über die Organisation dieses Wesens handeln wird, nachweisen werde.

Als allgemeines Resultat dieser Betrachtungen ergibt sich die Tatsache, daß man über die Natur und systematische Stellung der Zooxanthellen erst aus ihrem freilebenden Stadium Aufklärung erlangen kann. Ferner lehren schon Brandts Untersuchung über die gelben Zellen der Radiolarien und meine hier vorliegenden über die Kommensalen von Trichosphaerium, daß die unter dem Namen „Zooxanthella“ zusammengefaßten Gebilde sehr verschiedener Natur und Herkunft sind. Hier eröffnet sich noch ein weites Feld der Untersuchung sowohl für den Botaniker als den Zoologen.

B. Die Grundsubstanz des Weichkörpers.

Während die älteren Protozoenforscher die Substanz, welche die verschiedenen geformten Inhaltsgebilde des Weichkörpers verbindet, für durchaus gleichartig hielten und sie deshalb „homogene Grundsubstanz“ der Sarkode nannten, haben die neueren Untersuchungen, die mit stärkeren Vergrößerungen und besseren technischen Hilfsmitteln arbeiteten, erkannt, daß auch diese Substanz in vielen Fällen noch zusammengesetzter Art ist oder wie man auch sagte „eine feinere Struktur besitzt“.[1]) Zunächst glaubte man, daß diese Struktur in einer sehr gleichmäßigen Granulierung bestehe. In neuerer Zeit suchte man aber, offenbar unter dem anregenden Einfluß der Plasmatheorien von Fromman, Bütschli, Flemming u. a., eine kompliziertere Struktur nachzuweisen. Bei den Rhizopoden kommen die meisten neuesten Untersucher, von denen ich nur Bütschli, Erlanger, Lauterborn, Rhumbler, Schaudinn, Schewiakoff erwähne, übereinstimmend zu dem Resultat, daß die feinste noch sichtbare Struktur des Protoplasmas eine alveoläre im Sinne der Bütschlischen Wabentheorie sei, was sogar von heftigen Gegnern dieser Theorie, wie z. B. Flemming, anerkannt wurde.

Im wesentlichen zeigt die Grundsubstanz des Weichkörpers von Trichosphaerium ähn-

---

[1]) Nach meinem Sprachgefühl eine etwas schiefe Ausdrucksweise, weil man bei Flüssigkeiten, deren das Protoplasma doch eine ist, nicht von Struktur zu sprechen pflegt. Doch hat sich der Ausdruck zu sehr eingebürgert, um ihn mit Erfolg durch einen andern, etwa „Zusammensetzung“ oder „Aufbau“, zu ersetzen.

lichen Bau, wie ich [95] ihn eingehend bei der Foraminifere Calcituba beschrieben habe. Die Auffassung von der Struktur, welche ich mir dort gebildet habe, gilt auch für Trichosphaerium. Es ist folgende: die Grundsubstanz ist aus zwei optisch-differenten Bestandteilen zusammengesetzt. Eine stärker lichtbrechende und eine hellere Substanz sind in Form einer Emulsion durcheinander gemengt, doch in äußerst feiner und gleichmäßiger Weise. Die hellere Substanz erfüllt in Tröpfchenform die stärker lichtbrechende so vollständig, daß die letztere optisch nur als das Fadenwerk eines feinen Netzes erscheint, während die hellen Tropfen die Maschenräume bilden.

Daß die stärker lichtbrechende Substanz nicht eine feste Struktur besitzt und etwa ein spongiöses Gerüstwerk darstellt, beweist die Tatsache, daß die hellen Tröpfchen ihre Gestalt und Anordnung, wenn auch äußerst langsam, ändern, was nur möglich ist, wenn sie in eine flüssige Masse eingebettet sind. Das starke Lichtbrechungsvermögen dieser Substanz deutet wohl eine zähflüssige Konsistenz an.

Am lebenden Tier überzeugt man sich am leichtesten von der Alveolarstruktur des Protoplasmas bei den Sporonten; wenn dieselben sich flach auf dem Deckglas ausgebreitet haben, vermag man an den dünnen Randpartien des Weichkörpers die Vacuolisierung ausgezeichnet zu studieren. Trichosphaerium ist für das Studium der feinsten Plasmastrukturen beinahe ein noch günstigeres Objekt als die Foraminiferen, weil das Plasma hier nur äußerst langsam sich bewegt, während bei jenen, wie ich bei Calcituba nachgewiesen habe, sehr lebhafte Strömungen fortwährend das Bild ändern. Diesem Vorteil steht allerdings ein kleiner Nachteil gegenüber. Bei den Foraminiferen ist nämlich das Lichtbrechungsvermögen des Alveoleninhalts sehr viel geringer als das der Wandsubstanz, während bei Trichosphaerium dieser Unterschied etwas weniger stark ausgeprägt ist; daher erscheint das Netzbild bei letzterem Rhizopoden etwas blasser. Indessen kann man auch hier durch geeignetes Abblenden (was nicht ganz leicht ist) sehr scharfe und klare Bilder erhalten. Als Lichtquelle ist besonders Gasglühlicht oder noch besser Zirkonlicht zu verwenden, mit letzterem kann man noch bei 3000facher Vergrößerung gut arbeiten; Tageslicht ist für das Studium derartiger Strukturen nicht zu verwenden.

Bei konservierten und gefärbten Tieren ist die alveoläre Struktur der Grundsubstanz naturgemäß leichter zu erkennen als beim lebenden Tier; daß bei Anwendung meiner Fixierungsmittel (Sublimatmischungen) die Struktur jemals verändert war, habe ich nicht beobachtet, vielmehr habe ich mich durch genaue Messungen überzeugt, daß keinerlei Schrumpfung eintritt.

Beim gefärbten Objekt treten besonders deutlich als stärker tingierte Punkte die Knoten des Maschenwerks hervor. Ob hier besondere Körnchen liegen oder nur die Alveolenwandsubstanz stärker angehäuft ist, läßt sich bei der Kleinheit der Bildungen schwer nachweisen. Daß wirklich besondere körnige Bildungen, die sich ebenso wie die Wandsubstanz der Alveolaren färben, nicht nur in den Knotenpunkten der Maschen, sondern auch gehäuft als kleine Körnerinseln zwischen den Alveolen vorkommen, ist bereits früher gesagt worden (vgl. das Kapitel über Körnerbildungen). Doch sind die Bildungen von konstanter, ziemlich bedeutender Größe (1 μ) und nicht mit den kleinen Knotenpunkten des Maschenwerks zu verwechseln. Die Frage, ob es besondere Strukturen des Plasmas oder Stoffwechselprodukte sind, ist auch in jenem Kapitel diskutiert worden, konnte aber nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Als schönste Färbung für die feinste Plasmastruktur erwies sich die Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain; fast ebenso gute Bilder ergab aber auch Fixierung mit Flemmings Chromosmiumessigsäure und Nachbehandlung der Schnitte mit Holzessig (nach von Mährenthal).

Die Untersuchung der verschiedenen Entwicklungsstadien von Trichosphaerium ergab

bezüglich der Alveolarstruktur der Grundsubstanz keine Unterschiede, und ist daher eine besondere Besprechung derselben überflüssig. Nur auf einige Unterschiede gegenüber den Foraminiferen will ich noch hinweisen.

Die Größe der Alveolen ist bei Trichosphaerium stets sehr gleichmäßig ($^1/_2$—1 μ), viel konstanter als bei Calcituba und andern Thalamophoren. Dort ließen sich alle Übergänge von den kleinsten Alveolen ($^1/_2$ μ und kleiner) bis zu großen Vacuolen (20 μ und größer) nachweisen, und auch Zusammenfließen kleinerer zu größeren konnte beobachtet werden. Hier finden sich zwar auch große Flüssigkeitsvacuolen, doch deutet schon ihr heller, viel schwächer lichtbrechender Inhalt darauf hin, daß es andersartige Bildungen sind als die kleinen Plasmaalveolen (vgl. das Kapitel über die Vacuolen), und die Entstehung solcher Vacuolen durch Vereinigung der kleinen Alveolen konnte ich niemals beobachten und auch keine Übergänge zwischen den beiden Bildungen auffinden.

Dort war das ganze Protoplasma fortwährend in lebhafter Strömung begriffen, und wechselten die Alveolen jeden Augenblick ihre Lage zueinander; hier kann man sich nur mit großer Mühe, mit Hilfe des Zeichenapparats, davon überzeugen, daß überhaupt Verschiebungen im Protoplasma stattfinden.

Über die Umordnung des Alveolenwerks zu faserig-maschigen Strukturen und über die hyaline Grundsubstanz an den Pseudopodienöffnungen wird das Kapitel über die Pseudopodien nähere Angaben enthalten.

C. Die Pseudopodien.

Durch die Öffnungen der Hülle vermag Trichosphaerium lange, fadenförmige, drehrunde, hyaline Pseudopodien auszustrecken, und zwar tritt stets nur ein einzelner Plasmafortsatz aus jeder Öffnung heraus. Derselbe ist von seiner Basis bis zum Ende gleichmäßig dick und endet halbkuglig abgerundet. Die Pseudopodien der Schizonten und Sporonten zeigen keine Unterschiede. Die Länge und Dicke derselben ist bei demselben Individuum fast gleich, bei verschiedenen Tieren aber variabel. Bei vollkommen ausgebildeten Exemplaren können die Pseudopodien eine Breite von 8 μ und eine Länge von 90 μ erreichen.

Merkwürdigerweise herrscht über die äußere Gestalt der Pseudopodien, die doch der Beobachtung keine großen Schwierigkeiten bereitet, wenig Übereinstimmung unter den Autoren. Schneider [78] schildert sie als kurz stäbchenförmig, „nur wenig länger als die Borsten“ (die Stäbchen der Hülle). Diese Angabe ist nicht richtig; vielmehr hat Schneider die Pseudopodien nur beim Beginn des Ausstreckens gesehen. Greeff [69a] und Gruber geben eine richtige Darstellung. Gruber [83] will jedoch außer den fadenförmigen noch eine zweite Art von Pseudopodien gesehen haben, nämlich breite, lappenförmige Fortsätze, jedoch nur, wenn das Tier sich stark abflachte. Der letztere Umstand macht es wahrscheinlich, daß diese Bildungen durch zu starken Deckglasdruck veranlaßte Kunstprodukte sind, wenigstens habe ich in solchen Fällen bisweilen das Protoplasma in Lappenform aus der Hülle hervortreten sehen. Bei normalen Individuen finden sich derartige Plasmafortsätze nicht. Eine vollständig abweichende Darstellung gibt Möbius [89] von den Pseudopodien der Kieler Form. Aus den Poren der Hülle tritt das Protoplasma des Weichkörpers in der Form rundlicher Läppchen hervor. „Das austretende Plasma ist farblos; es enthält feine Körnchen, oft auch Stäbchen. Die hervorkommenden Klümpchen bilden kleinere lappige einfache oder größere verzweigte Massen. Diese eigentümlichen Pseudopodien treten besonders an solchen Stellen aus den Poren der Hülle hervor, wo diese von anliegenden Pflänzchen berührt wird, um welche sich dann die Pseudopodien herum-

lagern." Derartige Gebilde hat außer Möbius kein anderer Autor beschrieben; auch habe ich niemals Ähnliches gesehen. Greeff [92] glaubt, daß diese Plasmaklümpchen durch Deckglasdruck veranlaßt seien, übersieht aber, daß Möbius ausdrücklich angibt, im hängenden Tropfen beobachtet zu haben und die Deckgläser mit Wachsfüßchen unterstützte. Demnach ist diese Erklärung der Abweichung ausgeschlossen. Da Möbius die merkwürdigen Pseudopodien nicht nur beschreibt, sondern auch gut abbildet, kann man an ihrer Existenz nicht zweifeln, und trete ich der Annahme Greeffs bei, daß Möbius eine abweichende Form (andere Art oder Varietät, vgl. den systematischen Teil) vorgelegen hat, was auch durch den Bau der Stäbchen und die Fortpflanzung, die ebenfalls von dem typischen Trichosphaerium abweichen, wahrscheinlich wird.

Gruber [83] machte schon die Beobachtung, daß die Pseudopodien der Trichosphaerien sich langsam hin- und herbiegen; dies kann ich bestätigen. Wenn man die Tiere vollkommen ungestört im hängenden Tropfen oder Mikroaquarium beobachtet, bemerkt man an den Pseudopodien langsam nutierende Bewegungen, welche die größte Ähnlichkeit mit der Drehbewegung haben, welche ich [94] bei den Pseudopodien der Camptonema nutans beschrieben habe. Wie dort, führen auch hier nicht alle Pseudopodien zugleich die bezeichnete Bewegung aus, sondern nur einzelne. Sie beschreiben dabei einen bald sehr spitzen, bald stumpfen Kegelmantel, d. h. sie bleiben in ihrer ganzen Länge gerade gestreckt und biegen sich nur an ihrer Basis. In anderen Fällen kann sich die Biegung aber auch auf das ganze Pseudopodium erstrecken, oder in der Mitte und selbst in der Nähe der Spitze gelegen sein. Ähnliche Pseudopodienbewegungen sind selten bisher beobachtet. Bütschli [78] gibt an, daß bei Amoeba (Dactylosphaerium?) radiosa die fadenförmigen Pseudopodien bisweilen drehende Bewegungen ausführen oder mit ihren Spitzen leicht hin- und herpendeln. Sehr ähnliche Bewegungen hat Gruber [82] bei seiner Amoeba tentaculata beschrieben; doch ist diese Form, wie bereits früher erwähnt wurde, höchst wahrscheinlich identisch mit den Sporonten von Trichosphaerium und daher die Übereinstimmung der Pseudopodien nicht wunderbar.

Während die Pseudopodien bezüglich der Nutationsbewegung mit denen von Camptonema vollkommen übereinstimmen, ist ihre Struktur und Funktion eine andere. Sie besitzen keinen Achsenfaden wie die von Camptonema, sondern sind im Leben wie beim konservierten Tier vollkommen hyalin; keine Spur von Körnelung ist mit den stärksten Vergrößerungen daran wahrzunehmen (Taf. IXf 21, X. 3). Auch knicken sie nicht bei Berührung an der berührten Stelle plötzlich um, wie dort, sondern sie kollabieren langsam, indem sie ihre glatten Konturen verlieren, und werden dann allmählich eingezogen. Ihre Oberfläche ist nicht klebrig, Fremdkörper bleiben nie daran haften. Daher vermitteln sie auch nicht die Nahrungsaufnahme, indem sie Nährobjekte herbeischaffen. Ebensowenig dienen sie zur Locomotion, die durch Dahinfließen des Plasmas erfolgt, wie bereits früher ausführlich geschildert wurde. Sie scheinen vielmehr nur als Tastapparate zu funktionieren, was Gruber [82] auch für seine Amoeba tentaculata als wahrscheinlich annimmt. Er sagt z. B., daß an dem vorantreibenden Teil des Körpers bei der Bewegung die Pseudopodien mit ihren Kegeln erhalten bleiben „und so gewissermaßen als Fühler wirken können", eine Beobachtung, die man bei Trichosphaerium ebenfalls leicht machen kann, und zwar sind hierbei die Pseudopodien alle nach vorn gerichtet und führen dabei ihre Drehbewegungen aus.

Um etwas über den feineren Bau der Pseudopodien zu ermitteln, habe ich dieselben im Leben und konserviert mit den stärksten Vergrößerungen und nach Anwendung der verschiedensten Färbungsmethoden studiert, aber das ausgestreckte Pseudopodium stets völlig strukturlos und glasartig hyalin gefunden. Es ist sehr stark lichtbrechend, was auf eine große

Zähigkeit hinweist. Hierin stimmt der Charakter des Pseudopodienplasmas sehr mit dem von Hyalopus überein, welches von Bütschli sehr genau studiert wurde und ihm die Umbildung von vacuolärem Plasma in hyalines bewies. Ich konnte die Beobachtungen Bütschlis [92] an Hyalopus bei Trichosphaerium in ganz entsprechender Weise machen und will sie daher nur ganz in Kürze anführen. Bütschli sagt: „Das einzige von Struktur, was man bisweilen an stärkeren Pseudopodien wahrnehmen konnte, ist ein ziemlich dicker, dunkler Grenzsaum, welcher pelliculaartig erscheint, und darunter ein heller Rand. Beides erinnert lebhaft an eine Alveolarschicht. Mit Rücksicht auf diese Beschaffenheit der Pseudopodien verdiente ihr Ursprung aus dem alveolären Plasma des Weichkörpers besondere Beachtung.“ Sowohl am lebenden wie am konservierten Objekt kann man sich leicht davon überzeugen, daß die strukturlose Plasmamasse der Pseudopodien direkt aus der alveolären des Weichkörpers hervorgeht. Gegen die Basis des Scheinfüßchens zu werden die Alveolen des Plasmas immer mehr längsgestreckt und blässer, so daß sie optisch das Bild eines nach der Basis des Pseudopodiums zu konvergierenden Faserbündels machen. Leichter als eine Beschreibung kann Fig. 3 Taf. X dies Verhalten illustrieren. Die Streifung oder richtiger die radiäre Anordnung der Alveolenzüge dürfte durch Flüssigkeitsabgabe des Pseudopodienplasmas mit einiger Wahrscheinlichkeit erklärt werden, in ähnlicher Weise wie die radiäre Anordnung der Plasmaalveolen um die kontraktile Vacuole bei ihren Pulsationen.

Den klarsten Beweis für die Entstehung des hyalinen aus dem alveolären Plasma erhält man durch direkte Beobachtung der Umbildung des hyalinen in alveoläres innerhalb der Pseudopodien. Wenn man das ausgestreckte, vollkommen hyaline Scheinfüßchen berührt, so kollabiert es, wird schlaff und nimmt eine unregelmäßig wellige und bucklige Gestalt an, und sofort tritt in den Buckeln eine deutliche Alveolarstruktur auf, während das Lichtbrechungsvermögen an der alveolären Stelle abnimmt (vgl. Fig. 22 Taf. IX), was man im Gegensatz zum Hyalinwerden des Plasmas doch am besten durch Flüssigkeitsaufnahme erklärt. Beim Hyalin- und Zähwerden des Pseudopodienplasmas wurde Flüssigkeit abgegeben (die Flüssigkeitströpfchen oder Alveolen verschwanden gegen das Pseudopodium zu, immer kleiner werdend), beim Kollabieren wurde das Plasma flüssiger durch Aufnahme von Flüssigkeit und Abscheidung derselben in Tröpfchenform (Wiederauftreten der Alveolarstruktur. Bütschli postuliert auch für das hyaline Plasma eine alveoläre Struktur, meint nur, daß sie mit unsern optischen Hilfsmitteln noch nicht wahrnehmbar sei. Als Beweis hierfür sieht er die Fähigkeit des hyalinen Plasmas, sich in wabiges umzubilden, und das umgekehrte Verhalten an. Für hyalines Plasma, das schwächer lichtbrechend oder, besser gesagt, flüssiger ist als das wabige, mag dies vielleicht zugegeben werden können, aber für zähflüssigeres scheint mir meine Erklärung etwas weniger künstlich zu sein, wenn man überhaupt bei diesen Fragen von Beweisen und Erklärungen sprechen darf. Richtiger dürften wohl derartige hypothetische Erörterungen nur als Erläuterungen der Beschreibung oder Umschreibungen der Beobachtungen aufgefaßt werden. Eine mechanische Erklärung ist vorderhand für derartige Lebenserscheinungen nicht möglich, und Hypothesen über dieselben haben nur einen gewissen heuristischen Wert.

D. Die Kerne.

Bei den früheren Erforschern des Trichosphaerium finden sich keine bestimmten Angaben über die Kernverhältnisse. Gruber [83] färbte die Tiere mit Karmin und sah bisweilen im Plasma kleine gefärbte Partikel, die er aber nicht als Zellkerne anzusprechen wagte. Möbius [89] hat bei seiner Kieler Form vielleicht schon die Kerne gesehen; nach Safraninfärbung waren

zahlreiche „runde Körperchen“ rot gefärbt, von denen dieser Forscher die Vermutung ausspricht, daß es kleine Kerne sein könnten. Nähere Angaben finden sich nicht in der Literatur, obwohl die Kerne nicht klein sind und leicht gefärbt werden können.

Im allgemeinen sind die Kernverhältnisse von Trichosphaerium schon bei Schilderung des Zeugungskreises erörtert worden. Bei der Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien finden sich stets Angaben über das Verhalten der Kerne, über ihre Zahl, Gestalt, Größe und Anordnung im Protoplasma. In diesem Kapitel erübrigt es daher nur noch, eine genauere Schilderung der feineren Struktur der einzelnen Kerne und der Art der Kernteilung zu geben, die, wie bereits früher erwähnt wurde, stets in gleicher Weise erfolgt.

Der feinere Bau der ruhenden und sich teilenden Kerne ist bei den Schizonten und Sporonten vollkommen gleich; deshalb ist eine gesonderte Besprechung der Kernverhältnisse bei diesen beiden Generationen überflüssig.

Wie wir gesehen haben, ist Trichosphaerium während des größten Teils seines Lebens vielkernig, nur die Sporogone und Schizogone besitzen einen Kern. Auch ist bereits erwähnt worden, daß bei jeder Kernvermehrung alle Kerne sich gleichzeitig teilen, wodurch die Zahl der Kerne in einem Individuum mit einem Male verdoppelt wird. Es ist nun von besonderem Interesse, daß diese Übereinstimmung der Lebensäußerungen der Kerne sich auch bis auf die feinste Struktur erstreckt. Innerhalb eines Individuums befinden sich alle Kerne in genau demselben Stadium und weisen die gleiche Struktur auf; und zwar zeigt sich dies Verhalten in allen Entwicklungsstadien. Bei der Kernteilung tritt dies besonders frappant hervor; so kann man z. B. auf dem Stadium der Tochterplatten durch genaue Messung aller Kerne, die auf den Schnitten in gleicher Lage getroffen sind, nachweisen, daß in denselben die Tochterplatten stets gleich weit voneinander entfernt sind.

Meines Wissens ist bisher ein ähnliches Verhalten der Kerne einer Zelle nur in einem Falle beschrieben worden, und zwar bei der stets zweikernigen Amoeba binucleata Gruber. Schon Gruber [84] hatte beobachtet, daß die Größe und Zahl der Chromatinbrocken in Kernen eines Individuums übereinstimmte, und schloß hieraus „auf eine Kongruenz in den Lebenserscheinungen der beiden Nuclei“. Später konnte ich [95] dann nachweisen, daß die beiden Kerne sich stets in demselben Entwicklungsstadium befanden, die gleiche Struktur besitzen und sich auch gleichzeitig mitotisch teilen, so daß die Amoebe vierkernig wird. Hierauf teilt sich dieselbe in zwei zweikernige Stücke, woraus folgt, daß die Zelle stets zweikernig war und daß die beiden Kerne wie einer funktionierten.

Bei Trichosphaerium wird das zweikernige Stadium, auf dem Amoeba binucleata stehengeblieben ist, auch durchlaufen, sowohl von den Schizonten als den Sporonten (die einkernigen Schizogone wie die Zygoten werden zweikernig, dann vierkernig, achtkernig usw.), doch ist es hier nur von kurzer Dauer. — Eigene Beobachtungen an verschiedenen Rhizopoden haben es mir wahrscheinlich gemacht, daß mehrere vielkernige Protozoen eine ähnliche „Kongruenz“ der Kerne aufweisen, doch werde ich hierauf bei anderer Gelegenheit eingehen.

Für das Studium der feineren Kernstukturen und der Kernteilung von Trichosphaerium bietet die Übereinstimmung der Kerne eines Individuums einen Vorzug und einen Nachteil gegenüber Objekten mit differenten Kernen. Der Vorzug besteht darin, daß man auf Schnitten durch ein Individuum das betreffende Kernstadium sehr genau studieren kann, weil die zahlreichen Kerne in den verschiedensten Stellungen vom Messer getroffen werden. Ein Nachteil ist es, daß man sehr zahlreiche Tiere in Schnittserien zerlegen muß, um alle Übergänge zwischen den einzelnen Kernstadien zu erhalten. Sehr erleichtert wird diese Arbeit, wie bereits bei Angaben

über die Untersuchungsmethoden erwähnt wurde, durch die Zentrifuge. Man kann mit Hilfe derselben unbegrenzte Mengen von Tieren zugleich behandeln und schneiden. Die Untersuchung der Serien und das Herausfinden bestimmter Stadien wird dann durch Zuhilfenahme eines verschiebbaren Objekttisches mit Nonius ermöglicht. Auf diese Weise habe ich im Laufe der Jahre gut einige Tausend Individuen auf ihre Kernstrukturen untersucht, und ich glaube wohl kaum ein Stadium übersehen zu haben.

Über den lebenden Kern vermag man bei Trichosphaerium nicht viel auszusagen, weil die Kerne wegen der zahlreichen undurchsichtigen Inhaltsgebilde des Plasmas schwer zu erkennen sind. Die Schizonten sind wegen des starken Lichtbrechungsvermögens der Hüllenstäbchen für diese Untersuchung ganz unbrauchbar. Bei den Sporonten vermag man auch nur bisweilen in helleren Randpartien die Kerne zu erkennen. Am deutlichsten sind sie in den vorbereitenden Stadien der Sporogonie und in den jungen Schizonten und Schizogonen zu beobachten. Etwas weniger günstig sind wegen des starken Lichtbrechungsvermögens ihres sehr kompakten Plasmas die Sporogone, doch tritt der Kern hier ebenfalls sehr klar hervor, wenn sie nach der Kopulation gröber vacuolisiert werden; ich vermochte daher, wie ja bereits früher erwähnt wurde, die Kernverschmelzung ohne große Schwierigkeit im Leben zu beobachten. Bei schwächerer Vergrößerung erscheint der lebende Kern als scharf begrenzter heller Fleck im Protoplasma; von Flüssigkeitsvacuolen ist er durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen leicht zu unterscheiden. Bei Anwendung stärkster Vergrößerung und künstlichen Lichtes (Gasglühlicht) bemerkt man, daß derselbe eine deutlich doppelt konturierte dünne Membran besitzt, die sich von dem Inhalt und dem umgebenden Plasma durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen abhebt.

Im Innern des Kerns befindet sich ein zartes reticuläres Maschenwerk, in dessen Knotenpunkten stärker lichtbrechende Körper eingelagert sind; nicht selten sind auch die Fäden des Netzwerks mit Körnchen bedeckt, während bisweilen die Struktur einen vacuolären Eindruck macht, indem kleine helle Tropfen durch eine homogene oder feinkörnige Masse verteilt sind. In manchen Kernen tritt ein größerer stärker lichtbrechender Binnenkörper hervor, um den die anstoßenden Maschen gewöhnlich radiär angeordnet sind. Auch die an der Membran befindlichen Maschen sind häufig in Gestalt eines regelmäßigen Alveolarsaums angeordnet, was nach Bütschli für eine alveoläre Struktur spricht. Bei Zusatz von Essigsäure werden die erwähnten Strukturen noch etwas deutlicher, doch nur vorübergehend, um sich dann aufzulösen. Für das Studium der Kernveränderungen sind die lebenden Kerne nicht zu verwenden, weil sich diese Prozesse sehr langsam abspielen. Doch zeigen sie überzeugend, daß die Strukturen, die man an gefärbten Kernen bequem studieren kann, auch im Leben vorhanden sind und nicht etwa durch die Konservierung hervorgerufen oder verändert sind.

Über die besten Kernfärbungen vergleiche das Kapitel über die Untersuchungsmethoden. An den gefärbten Kernen lassen sich auf allen Stadien folgende Substanzen nachweisen: 1. Chromatin, kenntlich an seiner starken Färbbarkeit mit Kernfärbemitteln; 2. Kernsaft, nicht färbbar, schwach lichtbrechend; 3. Linin, die Gerüstsubstanz, schwach färbbar, aber stärker lichtbrechend als der Kernsaft. Ob die Substanz, aus der die Membran besteht, nur Linin ist oder eine besondere andersartige Zusammensetzung hat, wage ich nicht zu entscheiden. Für letztere Annahme spricht das Verhalten der Membran bei der Verdauung der Kerne, bei welcher das Linin zuerst, die Membran aber zuletzt gelöst wird, wie später auseinandergesetzt werden soll. Von manchen Forschern wird die Membran nur für eine Verdichtung des Kerngerüsts gehalten, wofür der Umstand spricht, daß sie sich bisweilen auch mit Kernfärbemitteln tingiert, also wohl Chromatin enthält. Andere, besonders Botaniker, nehmen eine besondere Substanz

an, die man nach Zacharias [82] als Amphipyrenin bezeichnet. In Wirklichkeit scheinen mir bei Protozoen alle Möglichkeiten realisiert zu sein. Man findet ganz membranlose Kerne, Kerne mit differenzierter Oberflächenschicht, die bald vom Kerngerüst, bald vom Plasma oder auch von beiden zugleich geliefert wird, und schließlich Membranen von zweifellos andersartiger chemischer Zusammensetzung. In meiner Rhizopoden-Monographie werde ich näher auf dieses Objekt auf Grund vergleichender Studien eingehen.

Eine andere Substanz, die in den Kernen höherer Tiere niemals zu fehlen scheint, bei Protozoen aber nicht immer zu beobachten ist, bilden die sogenannten „echten Nucleolen"; man hat sie Paranuclein oder Pyrenin genannt. Auch Trichosphaerium besitzt nucleolenähnliche Binnenkörper in manchen Kernstadien, doch scheinen mir dieselben hier nur aus Chromatin und Linin zu bestehen. Sie färben sich intensiv mit sauren Farbstofflösungen und quellen nicht in Essigsäure, sondern gerinnen, was nicht mit den Eigenschaften des Paranucleins übereinstimmt. Es sind daher sogenannte „falsche Nucleolen". Ich will sie mit dem ganz indifferenten Namen „Binnenkörper" (nach Rhumbler) bezeichnen.

In der Zellenlehre pflegt man den Kern in dem Zustand, in welchem er sich zwischen zwei Teilungen befindet, als „ruhenden Kern" zu bezeichnen. Bei den meisten Protozoen befindet sich aber der Kern während dieser Phase nicht in Ruhe, sondern ändert fortwährend seine Struktur. Schon R. Hertwig [84] hat dies bei den Kernen von Actinosphaerium richtig erkannt und in seiner klassischen Monographie klar ausgesprochen. Er sagt: „Von einem ruhenden Kern kann man streng genommen nicht reden, weil auch in den Zwischenräumen zwischen zwei Teilungen die Kerne beständigen Veränderungen unterliegen, nur daß dieselben sich äußerst langsam vollziehen. Man kann ihren Zusammenhang daher nicht durch direkte Beobachtung feststellen, sondern muß die nebeneinander auftretenden Zustände kombinieren und daraus sich von der Umwandlung der Kernformen ein Bild entwerfen." Diese Worte gelten auch für die Kerne von Trichosphaerium.

Welcher Art sind nun diese Strukturveränderungen? Zunächst läßt sich nachweisen, daß eine ganze Anzahl Stadien keinerlei Beziehungen zu der Kernteilung aufweisen und daher nicht als Vorbereitung oder Folgen derselben aufzufassen sind. Die Veränderungen dieser Stadien bestehen erstens in Umlagerungen der Kernsubstanzen, zweitens in Zu- und Abnahme derselben, also Vorgängen, die eher mit dem Stoffwechsel als mit der Vermehrung des Kerns zu tun haben. Ich möchte daher diese Stadien des sogenannten „ruhenden Kerns" als vegetative bezeichnen, im Gegensatz zu den „reproduktiven", welche Vorbereitungen zur Kernteilung darstellen.

1. Die vegetativen Kernveränderungen. Da man eine Anzahl recht differenter Kernformen immer wieder vorfindet, so wird man zu der Vermutung geführt, daß alle Kerne dieselben Stadien durchmachen, und diese Annahme findet sich durch das Vorkommen aller Übergänge zwischen den differenten Stadien bestätigt. Die Größe der Kerne ist als Kriterium bei der Kombination der einzelnen Kernformen nicht zu verwenden, sondern nur die feinere Struktur. Während die Kerne eines einzelnen Individuums recht konstante Größe besitzen, zeigen sich bei verschiedenen Tieren und Entwicklungsstadien große Schwankungen hierin. Ich habe Kerne von 6 μ bis 20 μ Durchmesser beobachtet: die kleinsten bei Sporen, die größten bei Schizogonen und Schizonten.

Die Gestalt der Kerne ist nicht so großen Schwankungen unterworfen, sie ist meist kuglig oder oval, selten unregelmäßig polygonal, und es läßt sich in solchen Fällen stets nachweisen, daß abweichende Form durch den Druck umliegender Fremdkörper (Nahrungskörper, Sterkome) hervorgerufen ist. Die Kernmembran bleibt in allen Stadien erhalten und erleidet keine sichtbaren Veränderungen.

I. Stadium: **Linin** in Gestalt eines gleichmaschigen **feinen** Gerüstwerks (Maschenweite 1 μ), Chromatin spärlich in Gestalt kleiner (1/2—1 μ) Körnchen nur in den Knotenpunkten des Gerüsts. Ein chromatischer Binnenkörper vorhanden. (Taf. XII Fig. 1.)

Von der optisch als Netzwerk erscheinenden Struktur des Linins läßt sich wegen der Kleinheit der Maschen nicht mit Sicherheit aussagen, ob sie ein Alveolenwerk oder ein fädiges Gerüstwerk darstellt. Das erstere ist mir wegen der häufig zu beobachtenden Alveolarsäume wahrscheinlicher. Der Binnenkörper hat sich ebenso wie das sehr feinkörnige Chromatin gefärbt. Derselbe liegt bald zentral, bald exzentrisch, ist scharf konturiert und zeigt eine äußerst feine Granulierung. Im Innern machen sich 1—2 kleine helle Vacuolen bemerkbar.

II. Stadium. Linin in Gestalt eines gleichmaschigen **groben** Gerüstwerks (Maschenweite 3—4 μ), Chromatin spärlich und diffus in den Knotenpunkten des Gerüsts. Binnenkörper fehlt. (Taf. XII Fig. 6.)

Die Übergänge vom I. zum II. Stadium sind in den Figuren 2—5 dargestellt. Taf. XII Fig. 2. An einer Seite sind die Lininmaschen wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme seitens des Kerns bereits vergrößert; auch der Binnenkörper ist größer geworden, enthält aber mehr Vacuolen, so daß er diffuser gefärbt erscheint. Taf. XII Fig. 3. Weiteres Fortschreiten der Maschenerweiterung; Beginn der Auflösung des Binnenkörpers in Chromatinbrocken durch Knospenabgabe. Fig. 4. Diffuswerden des körnigen Chromatins (wahrscheinlich durch Auflösung in der Lininsubstanz); Binnenkörper sehr verkleinert. Taf. XII Fig. 5 leitet ohne weitere Erklärung zu Fig. 6 über.

III. Stadium. Linin verdeckt, Chromatin stark vermehrt, erfüllt in feinkörnigem Zustande den ganzen Kern, nur einige größere Kernsaftvacuolen (1—3 μ) sind darin enthalten. (Taf. XII Fig. 14.)

Dies Stadium, das mit dem vorigen gar keine Ähnlichkeit besitzt, wird durch die in Taf. XII Fig. 7—13 abgebildeten Kernformen erreicht. Das diffuse Chromatin (Fig. 6) beginnt sich in den Knotenpunkten des Liningerüsts zu groben Körnern zu konsolidieren, die sich dann durch Teilung vermehren, dabei kleiner werden (Fig. 8) und auf das Fadenwerk übertreten, bis sie es ganz erfüllen und damit das Linin verdecken (Fig. 9). Die Vermehrung des Chromatins schreitet fort, wobei es immer feinkörniger wird und den Kernsaft in Vacuolen zusammendrängt (Fig. 12), die allmählich kleiner werden. Während der Vermehrung des Chromatins innerhalb des Gerüstwerks ist meist nur eine feine Granulierung desselben wahrzunehmen; auf manchen Stadien ordnen sich aber die Körnchen zu einer sehr feinen Netzstruktur an (Fig. 11).

Von dem chromatinreichen III. Stadium wird das I. Stadium wiederum durch Auftreten vieler kleiner Kernsaftvacuolen erreicht. In Taf. XII Fig. 14 ist ihre Zahl noch mäßig, das Chromatin überwiegt; Taf. XII Fig. 15 zeigt, wie winzig kleine Tröpfchen auftreten und allmählich das dichte Chromatin auflockern. In Fig. 16 ist schon der Kern gleichmäßig vacuolisiert, und seine Struktur erinnert bereits lebhaft an das gleichmäßig feine Gerüst der Figur 1. Die Chromatinkörnchen vereinigen sich schon in den Knotenpunkten des Maschenwerks. Durch dichtere Anhäufung derselben an einer Stelle wird der Binnenkörper gebildet. Hiermit ist der Kreis vegetativer Kernveränderungen geschlossen; leider vermag man sich vorläufig noch nicht über die physiologische Bedeutung derselben eine Vorstellung zu machen. Nur so viel dürfte plausibel sein, daß es Stoffwechselvorgänge sind, die sich zwischen Kern und Protoplasma abspielen, denn die Flüssigkeitszunahme kann man doch nur durch Aufnahme aus dem umgebenden Plasma erklären.

Ähnlich regelmäßig ablaufende Kernveränderungen sind meines Wissens bei den vegetativen Zuständen von Zellkernen bisher noch nicht beschrieben worden, doch ist es mir nach Untersuchungen an anderen Objekten sehr wahrscheinlich geworden, daß sie eine weite Verbreitung besitzen. Daß andere Protozoenforscher gelegentlich auch abweichende Stadien des ruhenden Kerns gesehen haben, geht aus der Literatur hervor, doch haben sie meist aus Mangel an Material (denn es gehört ein sehr reiches Material hierzu) dieselben nicht zu einem einheitlichen Kreis kombinieren können; zum Teil ist aber auch Schuld daran, daß man sich bei Kernuntersuchungen meistens nur für die Kernteilung interessiert und daher alle nicht hierzu in Beziehung stehenden Stadien vernachlässigt oder nur nebenher erwähnt.

2. Die reproduktiven Kernveränderungen. Dieselben gehen von dem in Fig. 1 abgebildeten Stadium des „ruhenden Kerns“ aus. Die erste Andeutung, daß die Kerne sich zur Teilung anschicken, besteht in einem Zerfall des Binnenkörpers, der durch Teilung und Knospung allmählich in kleine Chromatinpartikel aufgelöst wird (Taf. XII Fig. 17—20). Was diese Stadien aber scharf von den Übergangsstadien von der I. zur II. vegetativen Phase trotz des ähnlichen Verhaltens des Binnenkörpers unterscheiden läßt, ist der Umstand, daß hier die Lininstruktur feinmaschig bleibt, ja eher noch feiner und regelmäßiger wird, während sie doch gleichzeitig mit der Auflösung des Binnenkörpers sehr grobmaschig wurde (vgl. die Figuren 1—6 mit Fig. 17—21 Taf. XII).

Ein ganz ähnlicher Zerfall des Binnenkörpers vor Beginn der Kernteilung wurde schon von R. Hertwig [82] bei den Kernen von Actinosphaerium beschrieben. Ich selbst [93] habe dann bei Amoeba binucleata auch eine feine Verteilung der großen Chromatinbrocken beobachtet. Abweichend sind die Angaben, die Brauer [94] bei den Kernen der enzystierten Actinosphaerien macht; er fand gar keinen größeren Binnenkörper vor, wie überhaupt nach Hertwigs neuesten Untersuchungen [97] bedeutende Unterschiede zwischen den Kernteilungen des freilebenden und des enzystierten Actinosphaerium bemerkbar sind.

Wenn bei Trichosphaerium die chromatische Substanz sich ganz gleichmäßig durch den ganzen Kernraum in Gestalt feinster Körnchen, die sich nur in den Knotenpunkten des Gerüsts befinden, verteilt hat (Taf. XII Fig. 21), beginnen Umlagerungen der Lininmaschen, die zu dem in Fig. 22 abgebildeten Stadium führen.

Schon in Taf. XII Fig. 21 bemerkt man, daß die Maschen oder, nach meiner Auffassung, Alveolen des Linins anfangen, sich in Reihen hintereinander anzuordnen; zunächst verlaufen sie noch in mäandrischen Windungen und erinnern entfernt an die Spiremstadien bei der Kernteilung der höheren Tiere. Allmählich bildet sich aber eine Bipolarität des Kerns dadurch aus, daß die Alveolenzüge sich in parallele Reihen anordnen, wie Taf. XII Fig. 22 es zeigt. Bei offener Blende scheint der Kern, der schon eine schwache Andeutung beginnender Abplattung zeigt, von parallelen Reihen gefärbter Körnchen durchzogen, die von einem Pol zum anderen verlaufen. Erst bei günstiger Abblendung bemerkt man, daß die Körnchen in regelmäßigen Abständen in Lininfäden eingelagert sind, die an diesen Stellen feine Querverbindungen zu den benachbarten aufweisen, weshalb ich die Struktur für alveolär halte.

Die Bildung der Äquatorialplatte. Nach Ablauf der vorbereitenden Stadien, die den Zweck zu haben scheinen, das Chromatin gleichmäßig zu zerkleinern und zu verteilen, verschmelzen die einzelnen winzigen Chromatinkörnchen zu größeren stäbchenartigen Gebilden, die man im Vergleich mit der Kernteilung der Gewebszellen als Chromosomen bezeichnen kann, wenn sie dort auch auf ganz andere Weise, nämlich durch Segmentierung eines langen Chromatinfadens gebildet zu werden scheinen. Der Chromatinfaden selbst entsteht aber, wie bekannt,

auch durch Verschmelzung kleinerer Chromatinpartikel, so daß der Hauptunterschied zwischen der Chromosomenbildung der Metazoen und des Trichosphaerium eigentlich nur in der Einschiebung eines Knäuelstadiums bei ersteren besteht, welcher Umweg bei letzterem noch nicht eingeschlagen wird, obwohl Andeutungen dieser Vorgänge schon in der Anordnung der Maschen in mäandrischen Windungen (Taf. XII Fig. 20) gefunden werden können. Übrigens scheinen ähnlich primitive Verhältnisse auch bei Metazoenkernen, obwohl selten, vorzukommen, wie die interessante Art der Kernteilung, welche von Erlanger [97] kürzlich beim Cephalopodenkeim beschrieben hat, beweist. Die Ausbildung der Äquatorialplatte geht bei Trichosphaerium mit einer deutlichen Abplattung des Kerns Hand in Hand; gleichzeitig machen sich auch Veränderungen des Liningerüsts an den Polen des Kerns bemerkbar, welche darin bestehen, daß die streifig-alveoläre Anordnung verschwindet und das Kernplasma vollkommen hyalin wird. Diese strukturlosen, hyalinen und etwas stärker lichtbrechenden Polkappen sind gegen das Plasma scharf abgegrenzt, gegen das Innere des Kerns aber nicht, sondern es ist der Übergang in die streifige Struktur ein ganz allmählicher. Hierdurch ist ein Unterschied gegenüber den Poldifferenzierungen bei Actinosphaerium, Actinophrys, Amoeba binucleata usw. gegeben, denn in diesen Fällen sind die als „Polplatten“ bezeichneten Gebilde auch gegen das Kerninnere scharf abgesetzt. Ich vermute, daß bei Trichosphaerium die Lininstruktur an den Polen durch Flüssigkeitsabgabe hyalin wird, und stelle mir dies ähnlich vor, wie das Hyalinwerden des Weichkörperplasmas bei der Pseudopodienbildung (vgl. das Kapitel über die Pseudopodien). Jedenfalls lassen sich tinktoriell auf keinem Kernstadium irgend welche andersartige polare Differenzierungen, wie Polplatten, Plasmakegel, Kernkappen, Zentrosomen usw. nachweisen.

Ein Mittelstadium zwischen dem in Taf. XII Fig. 22 abgebildeten Kern, mit gleichmäßig verteiltem Chromatin und dem mit fertiger Äquatorialplatte (Fig. 24) stellt Fig. 23 dar. Man sieht daran, daß die Chromatinkörnchen mit dem Hyalinwerden der Pole aus der polaren Region sich nach der Äquatorialebene versammeln, dichter aneinander gelagert werden und so Körnchenreihen bilden, welche der Zahl der Lininalveolenzüge entsprechen. Außerdem vereinigen sich dabei die kleineren Körnchen durch Verschmelzung zu größeren, bis schließlich aus jeder Körnchenreihe ein einziges Stäbchen, das fertige Chromosom gebildet ist.

Eine ähnliche Schilderung hat R. Hertwig von der Bildung der „Kernplatte“ von Actinosphaerium gegeben. „Die Entwickelung der Kernplatte ist dadurch bedingt, daß sich Körnchen in der Gegend des Äquators anhäufen. Außerdem scheinen auch die einzelnen Körnchen untereinander zu verschmelzen, so daß aus Vereinigung mehrerer kleinerer ein größeres Element entsteht.“ Brauer [95] hat beim enzystierten Actinosphaerium schon auf viel früheren Kernstadien deutlich zweiteilige Chromosomen gefunden und bezweifelt daher die Angaben Hertwigs über die Chromosomenbildung. Doch scheint mir, als ob Brauer etwas zu stark die Übereinstimmung der Protozoenkernteilung mit der bei Metazoen betont und bei seiner Arbeit, vielleicht unbewußt, bemüht gewesen ist, diese Übereinstimmung in allen Punkten aufzufinden. Meine Beobachtungen an Trichosphaerium bestätigen für dieses Objekt die Anschauungen Hertwigs vollkommen, und dieser Forscher hält auf Grund einer Neuuntersuchung der Actinosphaerium-Kernteilung gegenüber Brauer an seinen alten Angaben fest.

Daß bei Trichosphaerium die Chromosomen einheitliche Elemente darstellen und nicht schon von Anfang an in zwei Teile differenziert sind, wie dies sich bei vielen Metazoenzellen und auch schon bei einigen Protozoen (Amoeba binucleata, Radiolarien) findet, geht deutlicher als aus ihrer Bildung noch aus der Art ihrer Teilung hervor.

Die Entstehung der Tochterplatten. In der fertigen Äquatorialplatte sind die

einzelnen Chromosomen einheitliche, kurze stäbchenförmige Gebilde, die mit den stärksten Vergrößerungen keinerlei feinere Struktur erkennen lassen; sie sind alle parallel in der Äquatorialebene gelagert und lassen zwischen sich kleine farblose Spalträume frei, die mit Kernsaft gefüllt zu sein scheinen. Besser als die Seitenansicht belehrt uns hierüber die Polansicht der Äquatorialplatte, wie sie in Taf. XII Fig. 26 gezeichnet ist. Hier sieht man, daß es eine kreisrunde Scheibe ist, die in allen ihren Teilen gleichmäßig von den nun als Körnchen erscheinenden Chromosomen erfüllt ist. Die letzteren liegen in den Knotenpunkten eines feinen Lininnetzwerkes, ein Beweis, daß die Lininalveolen auch die Äquatorialplatte durchsetzen; die Lininzüge gehen also von Pol zu Pol als kontinuierliche Maschenreihen. Taf. XII Fig. 27 zeigt den Querschnitt der Kernspindel über der Äquatorialplatte und erklärt sich danach von selbst.

Die Tochterplatten werden aus der Äquatorialplatte durch Spaltung in zwei gleiche Hälften gebildet. Hierbei streckt sich jedes einzelne Chromosom in die Länge und schnürt sich unter Bildung einer hantelförmigen Figur durch. Taf. XII Fig. 25 und 28 zeigen das Anfangs- und Endstadium dieses Prozesses. Der auf Fig. 25 abgebildete Kern ist noch ziemlich platt, obwohl sich schon gegenüber Fig. 24 eine geringe Längsstreckung in der Richtung der Spindelachse bemerkbar macht. Die meisten Chromosomen sind hantelförmig, einzelne noch unverändert oder schon durchgeschnürt. In Fig. 28 hat der Kern bereits Tonnenform angenommen und die Mehrzahl der Chromosomen ist in zwei zerfallen, nur wenige sind noch durch ein dünnes Verbindungsstück vereinigt.

Nachdem die Tochterplatten sich vollständig getrennt haben, treten zwischen ihnen Längszüge von Alveolen auf, die sich im optischen Durchschnitt als maschige Faserzüge oder als Fäden mit Querverbindungen bemerkbar machen. Bei weiterem Auseinanderrücken der Chromatinplatten streckt sich der Kern immer mehr in die Länge (Taf. XII Fig. 29). Im weiteren Verlaufe dieses Prozesses krümmen sich die Tochterplatten schüsselförmig und zwar so, daß die Konkavität gegen den Pol gerichtet ist, also gerade umgekehrt, wie auf dem entsprechenden Stadium der Actinosphaerium-Kerne (vgl. R. Hertwig [82]). Die Chromosomen sind innerhalb der Chromatinplatten nur noch schwer zu erkennen, weil sie dichter aneinander gelagert werden und auch bereits teilweise miteinander verschmelzen, worüber uns am besten eine Polansicht des Kerns auf diesem Stadium belehrt (Taf. XII Fig. 33). Bei der weiteren Entfernung der Tochterplatten wird der Kern mehr und mehr in die Länge gezogen, dann nimmt er Sanduhrform an (Taf. XII Fig. 32), indem er sich in der Mitte einschnürt, worauf bald die völlige Trennung der beiden Kernhälften erfolgt. Nicht selten kann man beobachten, daß die mittlere Partie des Zwischenstückes, welches die beiden Tochterplatten verbindet, spindelförmig angeschwollen ist (Taf. XII Fig. 31) oder auch etwas geschlängelte Formen (Taf. XII Fig. 39) annimmt. Ähnliche Erscheinungen hat R. Hertwig [95] bei den Spindeln der Infusorien-Nebenkerne beobachtet und dieselben gegen die Kontraktionstheorie Heidenhains verwertet. Er erklärt dieselben dadurch, daß die wachsenden Spindelfasern einen Druck auf die Kernpole ausüben, dabei aber Widerstand erfahren, den sie nicht in gleichem Maße, als sie sich ausdehnen, überwinden. Diese Auffassung scheint mir auch für Trichosphaerium zutreffend zu sein, doch möchte ich derartige Spindeln nicht für normale Bildungen halten. Erstens, weil sie nicht immer vorkommen, und zweitens, weil häufig auch das Chromatin deutliche Anzeichen pathologischer Veränderung aufweist; so ist es z. B. in Taf. XII Fig. 39 nicht in Platten angeordnet, sondern in unregelmäßigen Körnern durch die Polteile des Kernes zerstreut.

In Übereinstimmung mit den Angaben Hertwigs [82] und Brauers [95] bei Actinosphaerium glaube ich für Trichosphaerium mit Sicherheit behaupten zu können, daß die Kernmembran

auf die Tochterkerne übergeht. Auf keinem Stadium findet eine Auflösung oder Lückenbildung statt, sondern das umgebende Plasma bildet stets einen deutlichen Alveolarsaum um den scharf konturierten Kern. Nach der Trennung der beiden Tochterkerne wird der Zipfel, in welchen sie nach der Mitte zu kurz nach der Durchschnürung auslaufen, allmählich eingezogen. Die neuen Kerne runden sich ab, die Chromatinplatten lösen sich in Körnchen auf, die sich wieder durch den ganzen Kernraum verteilen, und die Lininstruktur wird unregelmäßig maschig (Fig. 35–37 Taf. XII). Durch Zusammenhäufen von Chromatinkörnchen an einer Stelle (Fig. 37) und Verschmelzung derselben zu einem kugligen Körper (Fig. 38) entsteht ein Binnenkörper, und das Stadium des ruhenden Kerns, von dem wir beim Beginn der Kernteilung ausgingen, ist wieder erreicht (Fig. 38). Die hier geschilderte Art der Kernteilung dokumentiert sich als Mitose durch die Umlagerungen, welche die chromatische Substanz während derselben erleidet. Doch ist dieselbe gegenüber den komplizierten Vorgängen, welche sich bei der karyokinetischen Kernteilung der Metazoen und einzelner Protozoen (Heliozoen) abspielen, sehr primitiver Art. Sie stimmt bezüglich des chromatischen Teiles vollständig mit der Mitose der Actinosphaerium-Kerne (nach Hertwig [82] und Brauer [94]) überein, während der achromatische auf noch niederer Stufe steht. Es fehlen die dort vorkommenden Poldifferenzierungen (Polplatten und Protoplasmakegel) noch vollständig. Hierin schließt sich Trichosphaerium an die Kernteilung des Makronukleus der Infusorien oder noch besser an die von Lauterborn [95] bei Ceratium beobachtete an. Eine Mittelstellung zwischen diesen Formen und Actinosphaerium nimmt Amoeba binucleata ein, wo nach meinen [94] Untersuchungen die betreffenden Poldifferenzierungen nur sehr schwach entwickelt sind.

Der Schilderung der normalen Kernverhältnisse des Trichosphaerium möchte ich noch einige Beobachtungen über pathologische Degeneration und über den Untergang der Kerne hinzufügen, weil hierüber bei Protozoen meines Wissens noch gar nichts Sicheres bekannt geworden ist.

3. Die Veränderungen, welche die Trichosphaerium-Kerne während ihrer Verdauung erleiden. In einem früheren Kapitel wurde bereits erwähnt, daß die Trichosphaerien nicht selten ihre eigenen Artgenossen verzehren, und es wurden dort schon Angaben über die Verdauung der verschiedenen Substanzen des Weichkörpers gemacht. Hier sollen noch die Kerne besonders berücksichtigt werden, weil das Verhalten der verschiedenen Kernsubstanzen gegen die verdauende Flüssigkeit von einigem Interesse ist.

Wie in allen normalen Verhältnissen, zeigen auch in diesen pathologischen die Kerne eines Individuums vollkommene Übereinstimmung, sie befinden sich stets in demselben Stadium der Degeneration. — Die Kerne leisten der Verdauung viel länger Widerstand als das übrige Plasma des Weichkörpers, und innerhalb derselben sind es wieder bestimmte Substanzen, welche länger Widerstand leisten als die anderen. Nach 6—8 Stunden, nachdem das Tier gefressen und der Weichkörper schon vollständig aufgelöst war, zeigten die Kerne noch die Struktur, welche in Fig. 40 Taf. XII abgebildet ist. Dieselbe ist gegenüber normalen Kernen noch wenig verändert; man kann noch ein Liningerüst unterscheiden, wenn auch das Chromatin schon etwas diffuser verteilt ist. Beim weiteren Fortschreiten der Verdauung zeigten die Kerne Veränderungen, welche in den Figuren 41—45 Taf. XII abgebildet sind. Die Reihe ist nach Schnitten kombiniert, und ich vermag nicht zu sagen, in wie langer Zeit der Kern von dem auf Fig. 40 bis zu dem auf Fig. 45 abgebildeten Stadium gelangt.

Zuerst wird das Linin gelöst, das Chromatin sinkt hierbei auf eine Seite des Kerns, und zwar der Schwerkraft folgend, wie ich auf den Schnitten daraus ersah, daß die Chromatinkalotten alle in derselben Richtung lagen. In einem Falle konnte ich bei einem auf einer Ulve

sitzenden Individuum auch nachweisen, daß diese Richtung senkrecht zur Horizontalebene ist. Das Chromatin wird nun auch allmählich gelöst und nimmt hierbei meist Kugelgestalt an (Taf. XII Fig. 43—45). Es schien mir, als ob hierbei seine Färbbarkeit zunimmt, was vielleicht darauf beruht, daß bei der Verdauung ein nicht färbbarer Teil seiner Substanz früher gelöst wird, während die färbbaren Teilchen dichter zusammengedrängt werden und daher in ihrer Gesamtheit dunkler gefärbt erscheinen.

Schließlich bleibt nur die Membran übrig, die während des ganzen Prozesses keine Veränderung zu erleiden scheint, was mich schon früher (vgl. S. 193) zu der Annahme veranlaßte, daß sie aus einer besonderen Substanz bestehe und nicht bloß eine Verdichtung des Liningerüstes darstellt. Daß sie nach längerer Zeit auch zugrunde geht, darf man daraus schließen, daß man später nur noch unverdaubare Nahrungsreste in der Verdauungsvacuole vorfindet.

E. Die Plasma- und Kernveränderungen während des Verhungerns der Trichosphaerien.

In nahrungsarmen Kulturen von Trichosphaerien waren mir schon zu Beginn meiner Untersuchungen sehr eigentümliche Individuen aufgefallen. Das Plasma war sehr rein, frei von Fremdkörpern, stark vacuolisiert, und schien bei oberflächlicher Betrachtung nur einen einzigen großen Kern zu besitzen, der sich intensiv färben ließ. Bei genauerem Zusehen erkannte man aber, daß der große Kern nur eine dichte Zusammenhäufung zahlreicher winziger Kerne von normaler Struktur war. Da ich derartige Individuen häufig fand, hielt ich sie anfangs für merkwürdige, rätselhafte Vorbereitungsstadien zu irgend einer noch unbekannten Art der Fortpflanzung. Erst später fiel mir auf, daß solche Individuen sich nur in nahrungsarmen Kulturen vorfanden, und kam ich auf die Idee, daß es Hungerzustände sein könnten, was ich durch das Experiment bestätigen konnte.

Ich brachte zahlreiche gut genährte Individuen, von deren normaler Beschaffenheit ich mich überzeugt hatte, auf Deckgläsern in reines Meerwasser und fixierte nun von Tag zu Tag ein Deckglas mit den darauf sitzenden Tieren. Auf diese Weise konnte ich innerhalb 3 Wochen die in den Figuren 46—51 Taf. XII abgebildeten Veränderungen infolge des Hungers konstatieren.

Die erste Veränderung gegenüber normalen Tieren besteht darin, daß am zweiten oder dritten Tage alle Pseudopodien eingezogen und nicht wieder ausgestreckt werden. Nachdem die im Weichkörper vorhandenen Nahrungskörper vollständig verdaut sind, werden die unverdaubaren Nahrungsreste allmählich ausgestoßen, bis das Plasma vollkommen von Fremdkörpern befreit ist. Zugleich mit diesen Vorgängen beginnen die Zellkerne sich an einzelnen Stellen zu kleinen Gruppen zusammenzulagern. Die ersten Andeutungen dieser Vorgänge zeigt Fig. 46, welche ein Individuum nach 5 tägigem Hungern darstellt. Nachdem das Plasma ganz rein geworden ist, wird dasselbe grob vacuolisiert, und zwar scheint diese Vacuolisierung von der Peripherie gegen das Zentrum vorzuschreiten. Fig. 47 zeigt ein Tier nach 8 tägigem Hungern. Die Kerne sind zu kleinen Gruppen vereinigt. Im Zentrum ist das Plasma um diese Zeit stets noch fein granuliert, während die peripheren Teile schon vacuolisiert erscheinen. Im weiteren Verlauf vereinigen sich die einzelnen Kerngruppen zu einer einzigen großen Gruppe, und die Zelle rundet sich kugelig ab (Fig. 48). Die Vacuolisierung nimmt immer mehr zu, und zwar werden jetzt umgekehrt wie zu Anfang die zentralen Vacuolen immer größer. Die Kernanhäufung liegt gewöhnlich im Zentrum der Zelle von den größten Vacuolen umgeben, wie Fig. 49, welche ein Individuum nach 14 tägigem Hungern darstellt, es zeigt.

Schließlich (nach ungefähr 3 Wochen) zerfällt das Plasma in eigentümlicher Weise, indem es sich nämlich zunächst in wenige große Kugeln zerteilt, die wieder in kleinere sich auflösen, welche dann ganz verschwinden. Taf. XII Fig. 50 stellt ein Stadium dieses Prozesses dar. Der Kernhaufen bleibt schließlich allein in der zusammengefalteten Gallerthülle übrig und leistet noch lange Widerstand, wenn er nicht durch Bakterien oder andere Organismen zerstört wird. Nach etwa 5 Wochen fallen aber auch die Kerne auseinander; sie werden immer schwächer lichtbrechend, nehmen keinen Farbstoff mehr an und verschwinden schließlich spurlos. Fig. 51 stellt einen Kernhaufen nach 4 wöchigem Hungern dar, gerade im Beginn des Auseinanderfallens. Auf diesem Stadium zeigen die einzelnen Kerne noch alle für den normalen Kern charakteristischen Kernsubstanzen. Fig. 51a, welche einige der Kerne bei stärkster Vergrößerung zeigt, beweist, daß auch die Anordnung der Kernsubstanzen noch im wesentlichen dieselbe ist wie bei normalen Kernen. Nur die Größe der ganzen Kerne ist stark reduziert, aber keiner der drei Kernbestandteile ist gegenüber den anderen besonders stark verringert.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die Kerne die widerstandsfähigsten Teile der Trichosphaerien sind, und dieses Resultat steht in Übereinstimmung mit dem Verhalten der Kerne bei der Verdauung der Zelle, welches vorher geschildert wurde.

Die systematische Stellung von Trichosphaerium.

Der erste Beobachter des Trichosphaerium, Greeff [69], stellte diesen Organismus zu den Foraminiferen, auf Grund der Annahme, daß die auf der Hülle sitzenden Stäbchen aus kohlensaurem Kalk beständen und daher die Hülle gewissermaßen eine Vorstufe der Thalamophorenschale sei. Ohne diese Ansicht Greeffs zu kennen, hat auch Schneider [78] dem Rhizopoden einen Platz bei den Foraminiferen angewiesen und sah ihn als Übergangsform von der Lieberkühnia zu den echten kalkschaligen Foraminiferen an.

Gruber [83] betonte richtig, daß die ganz andersartigen Pseudopodien es unmöglich machten, Trichosphaerium zu den Foraminiferen zu stellen, und ich kann ihm hierin nur beipflichten. Der Hauptcharakter der recht geschlossenen Gruppe der Foraminiferen ist nicht die Beschaffenheit der Schale, sondern, wie besonders F. E. Schulze immer betont hat, der Bau der Pseudopodien. Die Schale ist variabel, sowohl der Form, wie dem Material nach. Es gibt nackte Foraminiferen, solche mit gallertartiger oder chitinöser Hülle, ferner Sand-, Kiesel-, Kalkschalen usw. Aber die Pseudopodien sind stets reticulär. Nach meiner Überzeugung ist daher der Name „Reticulosa", den F. E. Schulze verteidigt hat, allen anderen vorzuziehen. Jedenfalls gehört aber Trichosphaerium nicht zu dieser Rhizopodengruppe. — Gruber spricht die Ansicht aus, daß die geringe Konsistenz der Hülle, die Gestalt der Pseudopodien, sowie der ganze Bau des Protoplasmaleibes das Trichosphaerium zu den amoebenartigen Rhizopoden verweise.

In der neuesten Zusammenstellung der Protozoen von Yves Delage [96] ist Trichosphaerium in der Ordnung der Gymnamoebida untergebracht, meines Erachtens mit wenig Glück, weil es ja keine nackte Amoebe ist. Im System dieses Forschers, das natürlich bei dem heutigen Stand unseres Wissens auch nur ein ganz künstliches sein kann, würde unsere Form vielleicht eher in der zweiten Ordnung der Amoebaea, den Thecamoebida, einen Platz finden.

Trichosphaerium innerhalb der amoebenartigen Rhizopoden eine genauere Stellung zuzuweisen, ist vor der Hand deshalb unmöglich, weil man es keiner schon bekannten Form anreihen

kann. Die Pseudopodien haben am meisten Ähnlichkeit mit denen der Orbulinella, die Entz[1]) beschrieben hat. Doch ist von dieser rätselhaften Form, außer der allgemeinen Gestalt und den Pseudopodien, eigentlich nichts Sicheres bekannt. Man weiß nicht einmal, ob die Schale aus Kieselsäure oder Kalk besteht. Die systematische Stellung dieses Organismus ist natürlich vollständig unsicher, und daher ist diese Form für unsere Frage gar nicht zu verwerten. Für die Stäbchenhülle hat man kein Analogon. Gruber fiel die Ähnlichkeit auf, welche dieselbe mit dem Besatz von feinen Fortsätzen hat, die Archer[2]) bei seinem Diaphorodon mobile abbildet. Doch sollen die kleinen Strahlen, welche sich auf der Oberfläche dieses Rhizopoden befinden, Pseudopodien und keine starren Stäbchen sein.

Die Fortpflanzungsverhältnisse werden vielleicht später einmal für die systematische Stellung zu verwerten sein. Vorläufig sind sie es deshalb nicht, weil man bei den meisten Rhizopoden nichts davon weiß; besonders die Gruppe der Amoebaea, die offenbar sehr zusammengewürfelt ist, dürfte zurzeit morphologisch und entwicklungsgeschichtlich zu wenig erforscht sein, um schon einigermaßen natürlich systematisiert zu werden.

Aus diesen Gründen ist es vorläufig unmöglich, Trichosphaerium eine Stellung im System anzuweisen, ohne rein willkürlich zu handeln; Möbius [89], der seine Form auch nirgends unterbringen konnte, hat für sein Trichosphaerium eine eigene provisorische Gruppe „Trichosa“ aufgestellt, die er den Amoebaea koordiniert.

Er sagt von derselben, daß sie unter den Testaceen eine der niedrigsten Rangstufen in der Nähe der Amoebaeen einnehme, wo sie als ein Verbindungsglied zwischen diesen und den Perforaten anzusprechen wäre. Die Definition, die Möbius auf Grund seiner Kieler Form gab, müßte nach meinen Untersuchungen erweitert werden; die Stäbchen, die das Hauptmerkmal dieser Gruppe bilden, sind ja nur einem Zustand des Tieres eigentümlich. Es dürfte sich daher nicht sehr empfehlen, gerade den Namen der Gruppe „Trichosa“ nach diesem Merkmal zu wählen, wie überhaupt die Aufstellung einer besonderen, wenn auch nur provisorischen Abteilung für eine einzige Spezies mir deswegen überflüssig erscheint, weil unser zurzeit durchaus künstliches Rhizopodensystem durch derartige Gruppenbildung nur noch künstlicher wird. — Ich schlage vor, wie bereits oben erwähnt, unseren Organismus in der von Delage geschaffenen Gruppe der Thecamoebida, obwohl sie auf dem rein äußerlichen Merkmal der Hüllbildung basiert, vorläufig unterzubringen, bis wir mehr von den Verwandtschaftsbeziehungen der Rhizopoden wissen. Hier würde Trichosphaerium vielleicht am Anfang, noch vor dem ebenfalls weich gehüllten, aber bereits monaxonen Cochliopodium, am besten seine Stellung finden. Die von Möbius [89] untersuchte Form der Kieler Bucht weicht, wie in der vorstehenden Untersuchung nachgewiesen wurde, so wesentlich von meiner ab, daß es vielleicht möglich wäre, sie als besondere Art abzutrennen; doch wird es sich wohl empfehlen, erst eine weitere Untersuchung und Bestätigung der von Möbius in Kiel beobachteten Charaktere abzuwarten. Wie in dem Abschnitt über die Hülle des Trichosphaerium angedeutet wurde, könnte man sich vielleicht die abweichenden Eigenschaften der Kieler Form durch die Anpassung an das Leben im Brackwasser entstanden denken, und würde dann dieses Trichosphaerium nur als aberrante Lokalvarietät anzusehen sein.

---

[1]) Naturhist. Hefte d. ungar. Nat.-Mus. I (mir nicht zugänglich, vgl. Bütschli [80].

[2]) Quart. journ. Micr. soc. N. S. IX, vgl. Bütschli [80] Taf. IV, Fig. 1.

Benutzte Literatur.[1])

Brandt, K. [81]. Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Verhdl. Physiolog. Gesellschaft. Berlin 1881. p. 22—26. Fig.

Idem [83]. Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Mitteil. Zoolog. Stat. Neapel. Bd. 4. 1883. p. 91—302. Taf. 19—20.

Idem [85]. Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. vol. 13. Berlin 1885.

Brauer, A. [94]. Über die Encystierung von Actinosphaerium eichhorni Ehrbg. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 58. 1894. p. 189—221. Taf. X—XI.

Bütschli, O. [78]. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 30. 1878. p. 205—281. Taf. XI—XV.

Idem [80]. Protozoa. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1880. vol. 1—4.

Idem [86]. Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. Morph. Jahrb. vol. II. 1886. p. 78—102. Taf. VI—VII.

Idem [92]. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. p. 1—254. 6 Taf.

Carter, H. J. [76]. On the structure called Eozoon canadense in the Laurentian Limestone of Canada. In: The Annals and Magaz. nat. hist. 4. ser. vol. 13. 1876. p. 191—192.

Cienkowski, L. [81]. Bericht über die Exkursion nach dem Weißen Meere. Arb. Petersburger Naturf. Ges. vol. 12. 1881. p. 42 (russisch).

Delage, Y., et Hérouard [96]. Traité de zoologie concrète. Tome I. Paris 1896.

Entz, G. [79]. Über einige Infusorien des Salzteiches zu Szamosfalva. Termesze-trajze Fuzetek. vol. 3. 1879. p. 10—11.

Erlanger, R. v. [97]. Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung. In: Biol. Zentrbl. vol. 17. 1897. p. 745—752. 4 Textfig.

*Greef, R. [69]. (Notiz über Trichosphaerium) in: Verh. d. Naturh. Ver. d. Rheinlande und Westfalens. vol. 26. 1869. p. 126.

*Idem [69 a]. Über Radiolarien und radiolarienähnliche Organismen des süßen Wassers. Arch. mikr. Anat. vol. 5. 1869. p. 474. Anm. 1.

*Idem [92]. Trichosphaerium Sieboldii Schn. Zool. Anz. vol. 15. 1892. p. 60—64.

Gruber, A. [82]. Beiträge zur Kenntnis der Amoeben. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 36. 1882. p. 459—470. Taf. XXX.

*Idem [83]. Untersuchungen über einige Rhizopoden. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 38. 1883. p. 46 ff. Taf. II.

*Idem [83 a]. Berichtigung. ibidem p. 330.

Idem [84]. Die Protozoen des Hafens von Genua. Halle 1884. p. 21.

Idem [84 a]. Über Kern und Kernteilung bei Protozoen. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 40. 1884.

Idem [85]. Studien über Amoeben. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 40. 1885.

Hertwig, O. [93]. Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.

Hertwig, R., und Lesser, E. [74]. Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. mikr. Anat. vol. 10. Suppl. 1874. p. 122.

Hertwig, R. [84]. Die Kernteilung von Actinosphaerium eichhorni. Unters. zur Morphologie und Physiologie der Zelle. Jena 1884. p. 8.

Idem [89]. Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. vol. 17. München 1889. p. 1—83.

Idem [95]. Über Centrosoma und Zentralspindel. Sitzber. d. Ges. f. Morph. und Phys. München 1895. p. 41—59.

Idem [96]. Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für Gegenbauer. Leipzig 1893. p. 23—86. Taf. I—III.

Keuten, J. [95]. Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 60. 1895. p. 213.

Klebs, G. [84]. Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. Botanische Zeitung. 1884. Nr. 46—47.

[1]) Die auf Trichosphaerium bezüglichen Abhandlungen sind mit einem Sternchen (*) versehen.

*Labbé, A. [95]. Note sur les Protozoaires marins de Roscoff. Arch. zool. expér. et gen. 1895. III. Sér. vol. 30. Notes et Revue p. XV.

Lauterborn, L. [95]. Protozoenstudien I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella. O. F. M. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 59. 1895. p. 167—190. Taf. XII—XIII.

Lister, J. J. [95]. Contributions to the life-history of the Foraminifera. Phil. Trans. Roy. Soc. London. vol. 186. 1893. p. 401—450. Taf. 6—9.

Maupas, E. [83]. Contributions à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. zool. expér. et génér. 2. Sér. vol. 1. 1883. p. 616—621.

Meissner, M. [88]. Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 46. 1888. p. 498 bis 516. Taf. XXXIV.

*Möbius, K. [89]. Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. Abhandl. Akad. Berlin 1889. p. 19. Taf. IV. Fig. 38—45.

*Noll, F. C. [92]. Die Ernährungsweise des Trichosphaerium sieboldii Schn. Zool. Anz. vol. 15. 1892. p. 209—210.

Pfitzner, W. [85]. Zur Kenntnis der Kernteilung bei den Protozoen. Morph. Jahrb. vol. II. 1883. p. 461.

Rhumbler, L. [91]. Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 46. 1891. p. 559—560.

Idem [92]. Eisenkiesablagerungen im verwesenden Weichkörper der Foraminiferen, die sog. Keimkörper Max Schultzes. Nachr. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen 1892. Nr. 12. p. 1—11.

Idem [93]. Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper. Zeitschr. wiss. Zool. 1893. vol. 56. p. 328—364.

Idem [94]. Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica. M. Sars ibidem vol. 57. 1894. p. 433—586.

Idem [95]. Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden III—V. ibidem vol. 61. 1895. p. 38—110.

Schaudinn, F. [93]. Myxotheca arenilega n. g. n. sp., ein neuer mariner Rhizopode. ibidem vol. 57. 1893. p. 18—31.

Idem [94]. Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Biol. Zentrbl. vol. 14. 1894. Nr. 4.

Idem [94a]. Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia dujardinii Schultze) Sitzber. d. Ges. Naturf. Frde. Berlin 1894. Nr. 1. p. 14—22.

Idem [94b]. Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber. Sitzber. Preuß. Akad. d. Wiss. 1894. p. 1029—1036.

Idem [94c]. Ein Mikroaquarium, welches auch zur Paraffineinbettung für kleine Objekte benutzt werden kann. Zeitschr. wiss. Mikr. und mikr. Techn. vol. 11. p. 1894. p. 326—329.

Idem [94d]. Camptonema nutans n. g. n. sp., ein neuer mariner Rhizopode. Sitzber. Preuß. Akad. d. Wiss. 1894. p. 1277—1286. Taf. VII.

Idem [95]. Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcitula polymorpha Roboz. Zeitschr. wiss. Zool. 1895. vol. 59. p. 191—232. Taf. XIV—XV.

Idem [95a]. Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzber. d. Ges. Naturf. Frde. Berlin 1895. Nr. 5. p. 87—97.

Idem [95b]. Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. ibidem 1895. Nr. 6. p. 130—141.

Idem [95c]. Über Plastogamie bei Foraminiferen. ibidem 1895. Nr. 10. p. 179—190.

Idem [96]. Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp. Sitzber. Preuß. Akad. der Wiss. 1896. p. 31—41.

Idem [96a]. Über die Kopulation von Actinophrys sol. Ehrbg. ibid. 1896. p. 83—89.

Idem [96b]. Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Zentrosomenfrage. Verhdl. Deutsche zool. Ges. 1896. p. 113—130.

Schewiakoff, W. [88]. Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. vol. 13. 1888. p. 193—288. Taf. 6—7.

Idem [93]. Über die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 57. 1893. p. 32—56. Taf. III.

*Schneider, A. [78]. Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 30. Suppl. 1878. p. 447. Taf. 21.

Schultze, M. [54]. Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

Schulze, F. E. [74]. Rhizopodenstudien I. Arch. mikr. Anat. vol. 10. 1874. p. 377—400. Taf. 26—27.

Idem [75]. Rhizopodenstudien II. ibidem vol. 11. p. 329—353. Taf. 18—19.

Idem [75a]. Rhizopodenstudien III. ibidem p. 583—596.

Schwalbe, L. [64]. Über die kontraktilen Behälter der Infusorien. Arch. mikr. Anat. vol. 2. 1864.
Wrzesniowski, A. [70]. Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Zeitschr. wiss. Zool. vol. 20. 1870. p. 493—494.
Zacharias, W. [82]. Über den Zellkern. Botanische Zeitung. 1882. p. 639.

Die Literatur ist so weit berücksichtigt worden, als sie bis Januar 1898 erschienen war, da zu diesem Zeitpunkt die vorstehende Arbeit abgeschlossen wurde.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Winkelschen Zeichenapparats entworfen, mit Ausnahme von Tafel VII, die ein Schema darstellt, und beziehen sich auf Trichosphaerium sieboldi Schn.

Leider gibt die ungenügende lithographische Reproduktion nicht alle Feinheiten der Zeichnungen wieder.

Tafel VII.

Schematische Darstelluag des Zeugungskreises von Trichosphaerium sieboldi Schn.

Tafel VIII.

Fig. 1. Ausgebildeter Schizont bei durchfallendem Licht.
Fig. 2. Derselbe bei auffallendem Licht.
Fig. 3. Verschiedene Teilungsstadien von Schizonten. *a.* Zweiteilung; *b.* Dreiteilung; *c. d.* Vierteilung; *e.* Mehrteilung.
Fig. 4—5. Zwei Teilungsstadien der Schizonten.
Fig. 6. Fraßstellen von Trichosphaerium auf einem Algenfilzwerk, zur Demonstration der Art der Ausbreitung dieser Organismen in ihrem Nahrungsgebiet.
Fig. 7. Schizogonie.
Fig. 8. Auskriechen der Sporogone.
Fig. 9. Teil eines Schnittes durch ein in Schizogonie begriffenes Individuum. Sublimat-Alkohol-Hämatoxylin.
Fig. 10. Junger Sporont mit 8 Kernen, im Begriff eine Diatomee zu verzehren.
Fig. 11. Etwas älterer Sporont, eine Alge fressend, schon mit Sterkomen gefüllt.
Mit Ausnahme von Fig. 9 sind alle Figuren nach dem Leben gezeichnet.

Tafel IX.

Fig. 1. Ausgebildeter Sporont.
Fig. 2. Plastogamie der Sporonten; an 3 Stellen ist die Hülle, welche die einzelnen Individuen trennt, noch erhalten.
Fig. 3. Sporont, in Vorbereitung zur Sporogonie begriffen.
Fig. 4. Sporogonie.
Fig. 5. Ausschwärmen der fertigen Sporen.
Fig. 6. Zwei Schwärmsporen.
Fig. 7—12. Kopulation der Schwärmsporen. Fig. 7. Erstes Stadium (Plastogamie). Fig. 8. Abwerfen der Geißeln. Fig. 9. Abrundung der Zygote. Fig. 10. Vacuolisierung derselben. Fig. 11. Beginn der Kernverschmelzung. Fig. 12. Dieselbe vollendet.
Fig. 13. Junger Schizont mit 4 Kernen.
Fig. 14—15. Zwei Stadien der Ausbildung der Hüllschicht bei den Schizonten. Fig. 14. Auftreten von Körnchen in der Gallerte. Fig. 15. Anordnung derselben zu radiären Stäbchen.
Fig. 16—20. Verschiedene Kernstadien und feinere Struktur des Plasmas nach dem Leben.
Fig. 21. Die Enden zweier Pseudopodien.
Fig. 22. Pseudopodium nach Erschütterung.
Alle Figuren dieser Tafel sind nach dem Leben gezeichnet.

Tafel X.

Fig. 1. Schnitt durch einen Schizonten, welcher einen anderen Schizonten gefressen hat. Der Inhalt des letzteren ist bis auf die Hülle, die Kerne und die unverdaulichen Nahrungsreste bereits verdaut. Sublimat-Alkohol, Haematoxylin (dünne Lösung ohne Nachbehandlung mit Salzsäure, daher die Stäbchen der Hülle erhalten).
Fig. 2. Schizontenschnitt. Alle Kerne in Teilung begriffen, und zwar befinden sie sich sämtlich auf dem Stadium der Äquatorialplatte. Letztere sind in allen möglichen Stellungen vom Messer getroffen. Sublimat-Alkohol-Eisessig (daher Stäbchen gelöst), Hämatoxylin, Salzsäure-Alkohol-Ammoniak. Dies wie das vorige Individuum stammt aus reinen Diatomeenkulturen, daher ist das Plasma sehr rein, besonders frei von Sterkomen.
Fig. 3. Dünner Schnitt durch die Randpartie und Pseudopodienbasis eines Schizonten. Chromosmiumessigsäure, Holzessig (von Mährenthals Methode).
Fig. 4. Pseudopodienöffnung im optischen Längsschnitt, nach dem Leben.
Fig. 5. Dieselbe von oben gesehen.
Fig. 6—7. Zwei Längsschnitte durch Pseudopodienöffnungen. Sublimat, Hämatoxylin.
Fig. 8. Eine der Fig. 7 ähnliche Pseudopodienöffnung, von oben betrachtet. Sublimat, Hämatoxylin.
Fig. 9. Schnitt durch einen encystierten Schizonten. Sublimat-Alkohol, Alaunkarmin.
Fig. 10. Ein Kern mit umgebenden Reservestoffkörnern aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrößerung (etwa $^{2000}/_{1}$).
Fig. 11. Hüllenstäbchen von Schizonten in Längsansicht und (links oben) im Querschnitt.
Fig. 12. Commensalen von Trichosphaerium: *a.* im ruhenden, *b.* im frei schwärmenden Zustand. *chrom.* = Chromatophorenplatten, *n* = Kern, *A* = Amylum, *ph* = Schlundeinsenkung. Nach dem Leben.
Fig. 13. Austreten des Commensalen aus der Zellulosehülle, nach dem Leben.
Fig. 14. Sterkome in drei verschiedenen Formen.
Fig. 15. Verschiedene Formen der Exkretkörner.
Fig. 16. Feinere Struktur eines Exkretkorns. Vergrößerung $^{2000}/_{1}$.
Fig. 17. Sterkom mit Exkretkörnern erfüllt.

Tafel XI.

Fig. 1. Sporont auf Diatomeenrasen gezogen. Sublimat-Alkohol. Hämatoxylin.
Fig. 2. Partie an der Grenze zwischen zwei plastogamisch verschmolzenen Individuen. Die Weichkörper der verschmolzenen Tiere haben sich nicht vermischt, was daraus hervorgeht, daß in dem einen alle Kerne im Ruhezustand sind (oben), während im anderen dieselben sich im Stadium der Äquatorialplatte befinden. Äußerlich und auch im Plasma markiert sich keine Grenzlinie zwischen den beiden Individuen. Sublimat-Alkohol-Eiessig, Hämatoxylin.
Fig. 3. Kernteilung des Sporonten kurz vor der Sporogonie, das Plasma ist schon rein von Fremdkörpern und stark vacuolisiert. Alle Kerne im Dyasterstadium. Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin. Schnitt.
Fig. 4. Schnitt durch einen Sporonten, unmittelbar vor der Sporogonie. Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.
Fig. 4*a*. Kleine Partie aus demselben Schnitt bei starker Vergrößerung ($^{2000}/_{1}$).
Fig. 5. Schnitt durch einen in Sporogonie begriffenen Sporonten. Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.
Fig. 6. Zwei Sporen bei starker Vergrößerung (etwa $^{2000}/_{1}$). Osmiumsäure, Heidenhainsche Färbung.
Fig. 7—9. Drei Kopulationsstadien der Gameten. Sublimat-Alkohol-Eisessig, Heidenhainsche Färbung.
Fig. 10. Junger Schizont, zweikernig, beide Kerne in Teilung begriffen. Sublimat, Alaunkarmin.
Fig. 11. Junger achtkerniger Schizont. Sublimat-Alkohol, Alaunkarmin.

Tafel XII.

Fig. 1—16. Die vegetativen Kernveränderungen der Trichosphaerium-Kerne (vgl. Text).
Fig. 17—39. Die reproduktiven Kernveränderungen und die Kernteilung von Trichosphaerium.
Fig. 40—45. Die Kernveränderung bei der Verdauung der gefressenen Trichosphaerien.
Alle diese Figuren sind nach Schnitten gezeichnet. Konservierung: Sublimat-Alkohol-Eisessig. Färbung: Grenachers Hämatoxylin oder Heidenhains Eisenhämatoxylinfärbung.
Fig. 46—51. Die Veränderungen und der Zerfall der Trichosphaerien beim Verhungern.
Nach Totalpräparaten. Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 52—57 beziehen sich auf die Kern- und Zellteilung der Commensalen von Trichosphaerium. Fig. 52 ruhender Commensale; Fig. 53 Kernteilung; Fig. 54 Zellteilung; Fig. 55 ruhender Zellkern bei stärkster Vergrößerung ($^{2250}/_{1}$); Fig. 56—57 zwei Kernteilungsstadien bei stärkster Vergrößerung ($^{2250}/_{1}$). Nach Schnitten. Sublimat-Alkohol-Eisessig, Hämatoxylin.

Bei der Anfertigung der Zeichnungen wurden folgende Okulare und Objektive von Seibert verwendet:

Okular 1, 4, 6, 8, 18;

Objektive 16, 8, 4, 2.

Die Vergrößerungen sind den einzelnen Figuren beigefügt.

Buchstabenerklärung.

c = Commensalen.
chr = Chromatin.
d = Diatomeen.
e = Exkretkörper.
n = Kern.
ncl = Binnenkörper.
m = Kernmembran.
l = Linin.
N = Nahrungskörper.
p = Pseudopodium.
po = Pseudopodienöffnung.
st = Sterkom.
th = Hülle.
v = Flüssigkeitsvacuole.
vd = Verdauungsvacuole.

Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien.

Hierzu Tafel XIII—XVI.

Einleitung.

Seit der Entdeckung der Coccidien durch Vogel im Jahre 1845 haben sich zahlreiche Forscher mit dem Studium des Baues und der Entwicklung dieser Organismen beschäftigt. Da die bekannten Kaninchen-Coccidien leicht zu beschaffende Untersuchungsobjekte sind, haben diese nicht nur bei dem Haustier der wissenschaftlichen Medizin, sondern auch beim Menschen gelegentlich schmarotzenden Organismen schon frühe die Aufmerksamkeit der Mediziner erregt und zu Untersuchungen veranlaßt. Ja, die literarische Produktion auf diesem Gebiet wuchs immens, als sich aus dem Studium der pathologischen Veränderungen, welche die Kaninchen-Coccidien hervorrufen, die Idee ergab, daß ähnliche Organismen die Erreger von manchen bösartigen Geschwülsten des Menschen, wie Carcinom, Sarcom usw., sein könnten. Wenn nun auch diese lebhafte literarische Tätigkeit wenig oder gar nichts direkt zur Förderung der Coccidienforschung beigetragen hat, wie überhaupt das auf diesem Gebiet Geleistete zu den traurigsten Kapiteln der Protozoenforschung gehört, so hatte die Jagd nach Geschwulst-Coccidien doch das Verdienst, das Interesse an diesen unscheinbaren Protozoen wach gehalten zu haben, und gerade dieses unentwirrbare Chaos von falschen und unkritischen Beobachtungen mag wohl in neuester Zeit einer bedeutenden Anzahl von Forschern die Veranlassung gegeben haben, durch genauere Untersuchungen an echten Coccidien dieser unfruchtbaren Coccidienforschung eine gesündere Basis zu geben.

Die Entdeckung einer Amoebe (Leydenia) in der Ascitesflüssigkeit bei einem mit Carcinom behafteten Menschen zwang mich, nicht nur diese perniziösen Geschwülste des Menschen genauer zu untersuchen, sondern auch die höchst unerquickliche Literatur über diesen Gegenstand durchzuarbeiten. Bei beiden Objekten, den Geschwülsten und der Literatur, kam ich zu demselben Resultat, daß Protozoen sich nicht in den carcinomatösen Geschwülsten finden und daß alle die zahlreichen in der Literatur als parasitäre Protozoen gedeuteten Gebilde teils pathologisch veränderte Gewebszellen, teils Zerfallsprodukte derselben sind, was auch von medizinischer Seite inzwischen in überzeugender Weise nachgewiesen worden ist. Mir gab die Beschäftigung mit den vermeintlichen Coccidien der Carcinomliteratur die Veranlassung, mich in der Folgezeit mit verschiedenen Sporozoen näher zu beschäftigen, weil ich auf die Lücken in der Kenntnis ihrer Organisation und Fortpflanzung aufmerksam geworden war.

Im Jahre 1896 kam Herr Dr. Siedlecki aus Krakau hierher, um sich im Berliner Zoologischen Institut mit Foraminiferen zu beschäftigen und dabei die von mir angewandten Unter-

suchungsmethoden kennen zu lernen. Um letzteren Zweck bequem zu erreichen, schlug ich ihm vor, mit mir gemeinsam ein Thema vorzunehmen, und wir wählten die Coccidien des Lithobius, mit dessen Gregarinen ich gerade beschäftigt war. Dieses Objekt war so günstig, daß wir ohne große Schwierigkeiten schon im Zeitraum eines Jahres die geschlechtliche Fortpflanzung und den ganzen Entwicklungszyklus zweier verschiedener Coccidien ermitteln konnten. Über unsere Resultate berichteten wir bereits im Mai 1897 in Kürze auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Kiel. Da ich meiner Militärdienstpflicht genügen mußte und Herr Dr. Siedlecki inzwischen Berlin verlassen hatte, konnten wir die ausführliche Arbeit nicht gemeinsam verfassen, deshalb nahmen wir eine Arbeitsteilung vor: während Herr Dr. Siedlecki über Adelea weiter arbeiten wollte und auch die Publikation hierüber ihm zufiel, sollte ich Coccidium übernehmen. Inzwischen entdeckte ich aber im Darm von Lithobius noch eine zweite Spezies von Coccidium, deren Organisation und Entwicklung eingehend untersucht werden mußte, um sie von dem anderen Coccidium in allen Stadien unterscheiden zu können, was nicht ganz leicht war. Hieraus erklärt es sich, daß die nachfolgende ausführliche Arbeit später erscheint als der von Siedlecki bearbeitete Teil unserer gemeinsamen Untersuchungen[1]).

Meinem Freunde Siedlecki möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für seine Mitarbeit und die hieraus resultierenden Anregungen aussprechen.

Zur Geschichte der Forschungen über die Coccidien-Entwicklung.

Ich beabsichtige nicht, eine erschöpfende Übersicht der bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Coccidien zu geben, da dies schon von anderer Seite geschehen ist. Ich verweise nur auf die ausgezeichnete kritische Bearbeitung der älteren Literatur in Bütschlis Protozoenwerk [82], auf Balbianis [84] Leçons sur les Sporozoaires und v. Wasielewskis [96] Sporozoenkunde sowie auf die ziemlich erschöpfende Zusammenstellung der gesamten Coccidienliteratur in Labbés Coccidien-Monographie [97a]. Hier will ich nur in Kürze auf die wichtigsten Untersuchungen über den Zeugungskreis dieser Protozoen eingehen, die für das Verständnis der nachfolgenden Untersuchung in Betracht kommen.

Eine grundlegende Arbeit der Coccidienforschung ist die Monographie von Kloß [55] über die Coccidien der Helix-Niere; in derselben wurden zum ersten Mal nicht nur viele Organisationseigentümlichkeiten dieser Formen, sondern auch ein großer Teil ihres Entwicklungszyklus auf Grund sorgfältiger Beobachtungen geschildert.

Einen wichtigen Beitrag lieferte dann Eimer [70] durch die Entdeckung seiner Gregarina falciformis, bei welcher er zum ersten Mal die endogene, direkte Entwicklung von Sichelkeimen schilderte.

Aimé Schneider hat später die Eimersche Form zu seiner Gattung Eimeria gestellt.

Alles, was über die Coccidien des Kaninchens bekannt geworden war, wurde, um viele eigene Beobachtungen vermehrt, von Leuckart [79] in seinem Parasitenwerk in klarer Weise zusammengestellt. Dieser Forscher führte auch den Namen Coccidia für diese Protozoen ein, die man bisher meistens als Psorospermien bezeichnet hatte, und schilderte zum ersten Mal im Zusammenhang den Entwicklungszyklus von Coccidium, wie er ihn sich vorstellte. Nach seiner Auffassung encystiert sich das ausgebildete intrazelluläre Coccidium, bildet Sporen und in

[1]) Einzelne Teile aus dem Inhalt der folgenden vier Kapitel wurden als vorläufige Mitteilung schon in den SB. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1899, Nr. 7, veröffentlicht.

letzteren die Sichelkeime; die Dauersporen dienen zur Infektion anderer Tiere, indem sie mit der Nahrung in den Darmkanal gelangen; hier platzen infolge der Einwirkung der verdauenden Säfte die Sporenhüllen, die Sichelkeime werden frei, dringen in die Epithelzellen ein und entwickeln sich hier zu den ausgebildeten Coccidien, welche zum Ausgangspunkt des geschilderten Zeugungskreises dienten.

Diese Vorstellung, die bald allgemeine Anerkennung fand, vermochte nicht die Masseninfektion zu erklären, welche man beim Kaninchen häufig findet; denn wenn man auch annahm, daß selbst sehr viele Cysten in den Darmkanal des infizierten Tieres gelangt seien, genügten sie doch nicht, um das Vorhandensein der oft ungeheuren Mengen von Coccidien im Darmepithel und in der Leber zu erklären. Zur Lösung dieser Schwierigkeit brachte erst die ausgezeichnete Untersuchung der Kaninchen-Coccidien von R. Pfeiffer [92], welche einen Wendepunkt und großen Fortschritt der Coccidien-Forschung bezeichnet, eine neue Idee. Dieser Forscher fand nämlich im Darmepithel des Kaninchens eine Coccidie mit ganz ähnlicher Fortpflanzung, d. h. Zerfall in viele Sichelkeime, wie sie Eimer bei der Eimeria falciformis des Mäusedarms beschrieben hatte, und kam nun auf den genialen Gedanken, daß diese Form nur ein Entwicklungsstadium des bekannten Coccidium perforans sei. Die Eimeria-ähnliche Form sollte durch endogene „Schwärmersporen-Cysten" die Verbreitung der Parasiten im Wirtstier, die sog. Autoinfektion, bewirken, während die bisher bekannte Coccidium-Form durch exogene „Dauersporen-Cysten" die Infektion anderer Individuen vermittelte.

L. Pfeiffer [91] dehnte diese Theorie des Dimorphismus auf Grund eigener Beobachtungen in seinem Protozoenwerk auf alle Coccidien aus und stellte verschiedene schon als besondere Spezies beschriebene Eimeria-Formen zu den entsprechenden Coccidien, welche aus denselben Wirtstieren bekannt waren, so Eimeria schneideri zu Adelea ovata, Caryophagus salamandrae zu Coccidium proprium.

Die Forscher, welche sich seither mit der Coccidienentwicklung beschäftigten, sind nun in zwei Lager geteilt. Die einen hielten an dem Leuckartschen Entwicklungsschema fest, faßten den Eimeria- und Coccidium-Zyklus als zwei getrennte, geschlossene Zeugungskreise auf und behandelten die beiden Formen als getrennte Gattungen. Der Hauptvertreter dieser Anschauung war Aimé Schneider, der sie sogar zum Ausgangspunkt seines Coccidiensystems machte, indem er in seiner Gruppe der „Monosporées" die Eimeria-Formen allen anderen Coccidien gegenüberstellte. In neuester Zeit hat sich besonders Labbé [94—97] dieser Auffassung angeschlossen und in einer Reihe von Arbeiten dieselbe durch neue Gründe zu stützen versucht, auf die ich im Laufe der nachfolgenden Untersuchung näher zu sprechen kommen werde. Die Tatsache der Autoinfektion sucht dieser Autor durch die Annahme der Vermehrung der Coccidien durch einfache Zweiteilung zu erklären, indessen ist der Nachweis dieses Vorgangs bisher nicht erbracht worden, die angeblichen Teilungsstadien sind auf multiple Infektion derselben Epithelzelle zurückzuführen. Der andere, größere Teil der Coccidienforscher schloß sich der Pfeifferschen Theorie des Dimorphismus an, so Mingazzini [90—92], der in einer Reihe von Untersuchungen namentlich zur Kenntnis der Kernverhältnisse einiger Coccidien wichtige Beiträge lieferte. Auch Podwissozky [94—95], Clarke [95] und vor allem Schuberg [92, 95] stellten sich auf die Seite Pfeiffers.

In der sorgfältigen Untersuchung Schubergs [95] über die Coccidien des Mäusedarms findet sich zum ersten Mal die Idee von einer geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien ausgesprochen. Schon vorher hatte Labbé [94a] bei Tritonen außer den gewöhnlichen Sichelkeimen der Eimeria-Form (von Labbé hier Pfeifferia genannt) abweichende, sehr kleine Sporozoiten, die

er Mikrosporozoiten nannte, entdeckt. Auch Podwissozky [95] hatte bei Coccidium oviforme die Bildung sehr winziger Sporen beobachtet. Schuberg fand solche kleinen abweichenden Sporozoiten nun auch bei der Eimeria falciformis, schilderte sie eingehend und machte auf ihre spezifische Natur und die Möglichkeit einer Geschlechtsfunktion aufmerksam, indem er sagt: „Es wäre nicht unmöglich, daß diese kleinen Sporozoiten eine besondere Phase in der Entwicklung der Coccidien darstellten; namentlich könnte man daran denken, daß die Formen eventuell eine Kopulation vermitteln möchten."

Labbé schloß sich in seiner Monographie [97a] der Auffassung Schubergs für Pfeifferia an, während er bei Klossia die wahre Natur der Mikrosporozoiten vollständig verkannte, indem er sie für pathologische Bildungen ansah (cf. Siedlecki, 98c).

Der wirkliche Nachweis der geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien wurde aber erst 1897 durch Schaudinn und Siedlecki [97] für zwei Coccidien des Lithobius, Adelea ovata und Eimeria schneideri, erbracht und damit zugleich bewiesen, daß die Eimeria-Formen mit den Coccidienformen durch den Geschlechtsakt zu einem Zeugungskreis verbunden sind, der sich durch den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel dokumentiert.

Gleichzeitig und unabhängig gelangte Simond [97b], nachdem er schon im Jahre vorher [96] bei Caryophagus salamandrae zu dem Schluß gekommen war, daß diese Form nur der endogene Vermehrungszustand eines echten Coccidium sei, bei dem Kaninchen-Coccidium durch exakte Fütterungsversuche zu einem ähnlichen Resultat, indessen hatte dieser Autor die Kopulation nicht direkt beobachtet und haben die von ihm als Kopulationsstadien gedeuteten Zustände nichts mit derselben zu tun. Die Mikrosporozoiten befruchten nicht die andern Sichelkeime, wie er meint, sondern die ausgebildeten Coccidien. — Kurz nach unserer Publikation kam auch Léger [97b] bei den Coccidien des Lithobius, bei dem er schon vor uns [97a] ein echtes viersporiges Coccidium entdeckt hatte, zu dem Resultat, daß die Eimeria-Form nur ein Stadium der Coccidium-Form sei, ohne die geschlechtliche Fortpflanzung zu kennen, auf Grund von Fütterungsversuchen.

Seither sind unsere Beobachtungen bereits von verschiedenen Autoren, wie Siedlecki [98a—c und 99], Hagenmüller [98] und Léger [98a—c] bei andern Coccidien bestätigt worden, so daß man kaum noch an der weitern Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung innerhalb der Coccidiengruppe zweifeln wird. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung hingegen scheint in einzelnen Fällen unterdrückt zu werden, wie es Siedlecki [98c] in seiner neuesten Arbeit für Benedenia nachgewiesen hat.

Historisches über die Coccidien von Lithobius forficatus.

Man kennt bisher zwei verschiedene Coccidien-Spezies mit Sicherheit aus dem Darm des Lithobius forficatus, deren differente Entwicklungszyklen von Siedlecki und mir im Jahre 1897 in unserer vorläufigen Mitteilung geschildert wurden. Die eine dieser Formen war die von Aimé Schneider entdeckte Adelea ovata, die andere ein Coccidium, welches wir für identisch mit der von Bütschli beschriebenen Eimeria schneideri hielten. Im Folgenden soll gezeigt werden, daß diese Identifizierung ein Irrtum war, zugleich soll in Kürze eine Übersicht der bisherigen Untersuchungen über diese beiden Formen gegeben werden.

Aimé Schneider [79, p. 599] beschrieb aus dem Darmkanal des Lithobius unter dem Namen Adelea ovata ein eiförmiges Sporozoum, welches er in seiner Gregarinen-Monographie

zu den Monocystiden stellte. Die Beschreibung ist sehr flüchtig und unvollständig, die Abbildungen sind, wie der Autor selbst zugibt, zu klein und undeutlich. Trotzdem hat Schneider gut beobachtet und richtig gezeichnet, so daß seine Abbildungen manches zeigen, was erst die neuesten Untersuchungen haben deuten können. Seine Fig. 1—6 zeigen nämlich bereits Stadien der Befruchtung und der darauffolgenden Sporulation, wie sie von Siedlecki und mir erst beschrieben worden sind. Der terminal an einem Pol gelegene Zellkern des reifen Makrogameten ist als heller Fleck deutlich zu erkennen, ebenso der aufgelagerte Mikrogametocyt, dessen geschrumpfte Überreste auf einem späteren Sporulationsstadium (Fig. 6) noch erkennbar gezeichnet sind. Die Bedeutung seiner Beobachtungen ist dem Autor noch ganz unklar gewesen, wie aus seinen Worten hierüber hervorgeht; er sagt: „Quelques individus présentent un petit corps allongé adhérent à la paroi. La signification de ce fait m'échappe entièrement.“ — Seine Fig. 7 und 8 zeigen Stadien der ungeschlechtlichen Sporozoitenbildung (Eimeria-Typus), er weiß sie ebensowenig zu deuten wie die Befruchtungsstadien, hält aber ihren Zusammenhang mit dem Entwicklungsgang der Adelea nicht für ausgeschlossen. Das in Fig. 7 gezeichnete Stadium, welches die Ausbildung von Sichelkeimen illustriert, gehört zweifellos nicht zum Entwicklungszyklus von Adelea, sondern zu dem von Coccidium, was, wie wir später sehen werden, durch die Größe des kugeligen Restkörpers (Adelea hat keinen oder nur einen winzig kleinen) und durch die radiäre Anordnung der Sporozoitenanlagen bewiesen wird. — Also schon in der ersten Arbeit, die über unser Objekt handelt, finden sich Stadien beider Coccidienarten abgebildet, wenn auch ihre Unterschiede noch nicht erkannt waren.

Im Jahre 1881 berichtete Bütschli [81, p. 405] über eine eiförmige Psorospermie aus dem Darm von Lithobius (seiner Meinung nach die erste Coccidie, die aus einem Arthropoden beschrieben wurde, welches Vorrecht aber, nachdem man die Coccidiennatur von Adelea erkannt hat, diese Form haben muß). Bütschli beschreibt den Zerfall seiner Coccidie in Sichelkeime, in der Art, wie es Eimer bei den Coccidien des Mänsedarms geschildert hatte, für welche Formen Schneider die Gattung Eimeria aufstellte. Zur Zeit, als Siedlecki und ich unsere vorläufige Mitteilung verfaßten, konnten wir noch nicht die Jugendstadien, insbesondere die Sporozoiten der Adelea von denen des Coccidium im Lithobius-Darm unterscheiden, nach eingehenden hierauf bezüglichen Studien haben wir aber in Gestalt und Größe, Kern- und Plasmastruktur genug spezifische Charaktere gefunden, um in jedem Stadium die beiden Arten zu unterscheiden; hierüber wird das Nähere im Verlauf der nachfolgenden Abhandlung mitgeteilt werden. Um die Nomenklaturfrage zu regeln, will ich hier nur erwähnen, daß es uns gelungen ist, die von Bütschli abgebildeten Stadien zu identifizieren. Sie gehören sämtlich zu Adelea und nicht zu Coccidium. Wie aus Siedleckis ausführlicher Arbeit über diese Form [99] zu entnehmen ist, stellt der in der Fig. 19, Taf. XIX, abgebildete Sichelkeim einen Sporozoiten von Adelea dar, Fig. 20—22 sind typische, ausgebildete Individuen dieser Spezies, in den Fig. 23 und 24 sind zwei Stadien der Mikrogametenbildung gezeichnet, die bei dieser Form durch die äquatoriale Lage der Kerne charakterisiert sind.

Bütschli gab in seiner Abhandlung dem von ihm beschriebenen Organismus keinen Namen. (Labbé [97a] gibt in seiner Coccidien-Monographie im Literaturverzeichnis zwar an unter 1881 Bütschli, Zur Kenntnis der Fischpsorospermien [Appendice: Eimeria schneideri], in: Z. wiss. Zool., V. 35, p. 325—351, Tab. 31, doch ist in der ganzen zitierten Arbeit nirgends von Eimeria die Rede, und ist es mir unklar geblieben, wie Labbé zu dieser Literaturangabe kommt.) Erst in seiner Protozoenbearbeitung in Bronns Klassen u. Ordn. des Tierreichs gab Bütschli [82] seiner Coccidie den Namen Eimeria schneideri, ohne Neues zur Charakteristik

hinzuzufügen. Wie eben auseinandergesetzt, beziehen sich alle von Bütschli abgebildeten und beschriebenen Stadien auf Adelea, mithin ist der Name Eimeria schneideri Bütschli synonym mit Adelea ovata Schneider, und es darf das Coccidium, dessen Entwicklungszyklus Siedlecki und ich [97] beschrieben haben, nicht mehr den Speziesnamen schneideri führen.

Im Jahre 1880 wird Adelea von Gabriel [80] in einer Anmerkung erwähnt, doch nichts Neues zu ihrer Kenntnis hinzugefügt. Dieser Autor, der die Gregarinen mit den Myxomyceten in Verbindung brachte, hielt an der Gregarinennatur der Adelea fest.

Erst 1886 wurde Genaueres über die Entwicklung dieser Form bekannt durch eine an Beobachtungen reiche Arbeit Aimé Schneiders [86]. Dieser Forscher stellte Adelea nunmehr zu den Coccidien. Die Bildung der Dauersporen wurde recht gut dargestellt und manche Einzelheiten der Organisation aufgedeckt. Die Fig. 1—22 beziehen sich, wie auch der Autor richtig angibt, tatsächlich auf Adelea. Einige Stadien sind aber falsch gedeutet. So beziehen sich die Fig. 3, 4, 6 und 10 nicht auf die Kernteilung zur Sporulation, sondern sind Reifungsstadien des Makrogameten vor der Befruchtung, wie die ausführliche Arbeit Siedleckis [99] über Adelea nachweist. In dieser Abhandlung behandelt Schneider auch wieder einige Stadien von Coccidium, natürlich nur unter dem von Bütschli gegebenen Namen Eimeria schneideri; Fig. 23—25 stellen zweifellos Stadien der Mikrogametenbildung des von uns beschriebenen Coccidium dar, was durch die Kleinheit und Menge der Kerne bewiesen wird. Hingegen sind Fig. 26—28 nicht mit dem Eimeria-Zustand von Coccidium, sondern von Adelea in Beziehung zu bringen, die durch das dichte Chromatingerüst charakterisierten Sichelkeime der Fig. 26 und 27 sind Merozoiten, der durch einen großen Binnenkörper im Kern ausgezeichnete Sporozoit der Fig. 28 ist ein Mikrogamet von Adelea. Demnach ist Eimeria schneideri Schneider 1887 pro parte (Fig. 26—28) synonym mit Adelea ovata Schneider. Da aber, wie oben nachgewiesen, Eimeria schneideri Bütschli 1879 (resp. 1882) synonym ist mit Adelea ovata Schneider, darf für die von Schneider beobachteten Coccidium-Stadien nicht derselbe Speziesname schneideri benutzt werden, vielmehr muß für dieselben ein neuer Name aufgestellt werden.

So läge die Frage ziemlich einfach, wenn nicht seither noch eine dritte Coccidienspezies aus dem Darm von Lithobius beschrieben wäre, deren Beziehungen zu den beiden anderen Formen nunmehr zu prüfen sind. Im Jahre 1895 beschrieb nämlich Labbé [95] eine kleine kugelige oder ovale Coccidie aus dem Darm des Tausendfußes, die in der Cyste drei (selten vier) Sporen bilden soll, welche ihrerseits je zwei Sporozoiten in sich entwickeln, und nannte sie Bananella lacazei. Bis auf die Dreisporigkeit stimmen die Gattungscharaktere dieser Form ganz mit denen von Coccidium überein; nun hat Labbé selbst bereits viersporige Stadien beobachtet, bei denen die Unterscheidung von Coccidium unmöglich war, und in jüngster Zeit hat denn auch Léger [98a] nachgewiesen, daß die dreisporigen Cysten nur Anomalien sind, daß gewöhnlich vier Sporen gebildet werden und demnach Bananella ein echtes Coccidium ist. In seiner neuesten Publikation (98a) hat dieser Autor trotzdem den auch von Siedlecki und mir angewandten Namen Coccidium schneideri beibehalten und Bananella lacazei nur als Synonym hierzu aufgeführt, weil er es ebenso wie wir in unserer vorläufigen Mitteilung zweifelhaft lassen mußte, ob nicht Bütschli, der den Namen schneideri gab, wirklich Coccidium-Stadien vor sich gehabt hat. Da dies nicht der Fall ist, wie oben nachgewiesen wurde, so muß das Coccidium, dessen Entwicklungszyklus Siedlecki und ich beschrieben haben und dessen Diagnose auch Léger [98a] gibt, mit dem Namen Coccidium lacazei belegt werden. Davon, daß die bei Labbé [95] abgebildeten Stadien wirklich in den Entwicklungszyklus dieser Spezies gehören, habe ich mich überzeugt.

Nach dieser etwas verwickelten Auseinandersetzung über die Nomenklatur, stelle ich noch einmal die ganze Synonymie der beiden Coccidien übersichtlich zusammen:

1. Adelea ovata Aimé Schneider 1879,
   syn. Eimeria schneideri Bütschli 1882 (1881),
   Eimeria schneideri Aimé Schneider pro parte 1887.
2. Coccidium lacazei (Labbé 1895) emend. Schaudinn 1899,
   syn. Eimeria schneideri Schneider pro parte 1887, non Bütschli 1881,
   Bananella lacazei Labbé 1895,
   Coccidium schneideri Schaudinn et Siedlecki 1897.

Seit dem Erscheinen unserer vorläufigen Mitteilung habe ich, weil Herr Dr. Siedlecki von Berlin fortging, bevor wir unsere ausführliche Arbeit gemeinsam fertig stellen konnten, allein über die Coccidien des Lithobius weiter gearbeitet, während Siedlecki die Untersuchung von Klossia vornahm. Bei genauerem Studium des Coccidium lacazei fand ich nun, wie anfangs erwähnt, daß noch eine zweite Angehörige dieser Gattung im Lithobius-Darm lebt, welche bisher noch nicht bekannt geworden ist; dieselbe unterscheidet sich scharf nicht nur von Adelea, sondern auch von Coccidium lacazei, und zwar konnte ich Unterschiede in allen Entwicklungsstadien auffinden. Diese Form ist viel seltener als die beiden anderen und mag daher wohl den Beobachtern entgangen sein, wie ja auch ich sie erst nach langer Beschäftigung mit dem Lithobius-Parasiten entdeckt habe. Durch künstliche Fütterung mit den Cysten dieser Form gelang es mir aber, in meinen Lithobien Epidemien dieser Parasiten zu erzeugen, so daß ich über sehr reiches Untersuchungsmaterial verfügte. Aus diesem Grunde konnte ich den ganzen Entwicklungszyklus und den feineren Bau, der übrigens bei dieser Spezies viel einfachere und klarere Verhältnisse zeigt, mit größerer Vollständigkeit ermitteln als bei Coccidium lacazei, bei der mir manche Punkte erst durch das Studium der anderen Form klar geworden sind. Ich habe daher der nachfolgenden speziellen Schilderung nicht meine Beobachtungen an Coccidium lacazei, sondern die an der neuen Form gewonnenen zugrunde gelegt. Ich werde bei der Schilderung dieser Spezies die Hauptdifferenzen ihrer einzelnen Entwicklungsstadien gegenüber denen der anderen Formen stets erwähnen, so daß auch das einzelne Stadium von dem entsprechenden der anderen Arten mehr oder weniger leicht zu unterscheiden sein wird.

Ich nenne die neue Spezies nach meinem verehrten Kollegen, Herrn Prof. Schuberg in Heidelberg, der sich um die Untersuchung der parasitären Protozoen und speziell auch der Coccidien durch seine exakte Untersuchung über die Coccidien der Maus Verdienste erworben hat, Coccidium schubergi.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die Zahl der Lithobien, die zur Untersuchung der Darmcoccidien ihr Leben lassen mußten, ist außerordentlich groß. Viele Hundert derselben wurden im Laufe der drei letzten Jahre von mir auf ihren Darminhalt untersucht, und es war daher eine bequeme Materialbeschaffung von großer Wichtigkeit.

Eine fast unversiegliche Lithobius-Quelle befand sich im Garten des hiesigen Zoologischen Instituts. An verschiedenen schattigen Stellen desselben waren morsche Bretter und Balkenstücke niedergelegt, unter denen sich eine reiche Fauna von Insekten, Würmern, Nacktschnecken und andern kleinen Tieren einfand. Besonders zahlreich waren die Asseln vertreten, die eine

Hauptspeise der Lithobien bilden. Diese reichen Jagdgründe waren ein Eldorado für die beutelustigen Tausendfüße, und ich litt daher niemals Mangel an Material; ich konnte an einem Tage 20—30 Stück wegfangen und fand am andern wieder ebenso viele vor.

Die im Institutsgarten gefangenen Lithobien waren sämtlich mit Coccidien behaftet, was bei Tieren, die auf einem so engen Bezirk zusammenleben, auch plausibel ist. Es ist von Interesse, daß sich bisweilen alle drei Coccidienarten bei demselben Tier vorfanden, hierbei können alle drei in ziemlich gleichen Mengen vertreten sein, es kann aber auch ebenso häufig die eine oder andere Art an Individuenzahl überwiegen. Es fanden sich hierbei sämtliche möglichen Kombinationen verwirklicht. Die verschiedenen Jahreszeiten spielen hierbei keine Rolle, wie Aimé Schneider annahm (cf. auch Siedlecki, 99). Nicht häufig war es der Fall, daß nur eine Coccidienspezies im Darmkanal vorhanden war. Für die Untersuchung der betreffenden Spezies, insbesondere für die Feststellung der Unterschiede der meistens sehr ähnlichen Jugendstadien gegenüber den entsprechenden Stadien der andern Arten, waren solche Fälle von besonderer Wichtigkeit. Im Laufe der Untersuchung gelang es mir auch, derartige Reininfektionen mit einer Coccidienspezies auf künstliche Weise dadurch zu erreichen, daß ich Dauercysten der betreffenden Form an coccidienfreie Lithobien verfütterte.

Im Gegensatz zu den im Garten gefangenen Lithobien waren die Individuen, welche ich in den Wäldern in der Umgebung Berlins sammelte, häufig ganz frei von Coccidien, nur etwa 10 Proz. der Waldcoccidien waren mit Coccidien behaftet.

Für die Infektionsversuche und für das Studium der Cysten und ihrer Entwicklung außerhalb des Darms mußten die Lithobien längere Zeit isoliert in der Gefangenschaft gehalten werden. Sie hielten sich sehr gut in kleinen Glasschalen (Kristallisierschalen), deren Boden mit feuchtem Fließpapier bedeckt war. Um den entleerten Kot der Tiere bequem untersuchen, konservieren und färben zu können, die darin enthaltenen Cysten leicht zu isolieren und ihre Entwicklung zu verfolgen, wurde der mit Fließpapier bedeckte Boden der Glasschalen dicht mit Deckgläsern belegt; man muß hierbei stets Sorge tragen, daß das Fließpapier recht naß ist, damit die Deckglasstückchen haften bleiben und nicht so leicht von dem anfangs furchtbar umhertosenden Lithobius verschoben werden. Die entleerten Faeces besitzen bei den infizierten Individuen meist weiche Konsistenz, lassen sich dünn auf dem Deckglas ausstreichen und bleiben bei der Konservierung und Färbung gut daran haften. Für das Studium der Cystenentwicklung wurden die mit Kot bedeckten Deckgläser in die feuchte Kammer gebracht.

Zur Fütterung der Versuchstiere benutzt man am besten Mehlwurmfleisch, man legt den Mehlwurm der Länge nach aufgeschnitten dem Tier vor. Ein Mehlwurm genügt pro Tag, man kann dabei den Lithobius wochenlang erhalten. Zu den Infektionsversuchen wurden einige Cysten mit einer feinen Pipette dem Kot entnommen, mit etwas Mehlwurmfleisch vermischt und auf einer Nadelspitze dem Lithobius vorgehalten, bis er das ganze Fleischklümpchen verzehrt hatte; nur so konnte man sicher sein, daß die Cysten in den Darmkanal gelangen.

Die meisten der in den folgenden Kapiteln mitgeteilten Beobachtungen wurden sowohl durch das Studium der lebenden Objekte als auch gefärbter Präparate gewonnen; häufig wurde ich am gefärbten Präparat auf Entwicklungsvorgänge aufmerksam, die erst nachträglich am lebenden Objekt kontinuierlich verfolgt werden konnten. In andern Fällen wurden Struktureigentümlichkeiten zuerst am lebenden Tier gesehen und dann genauer an gefärbten Präparaten studiert. Um Entoparasiten, wie es die Coccidien sind, im Leben zu studieren, muß man dieselben aus ihrem natürlichen Wohnort und aus ihren normalen Lebensbedingungen entfernen, hier-

bei bleiben sie meistens nur kurze Zeit am Leben oder wenigstens unverändert; aus diesem Grunde ist es unmöglich, ihren ganzen Entwicklungszyklus direkt und kontinuierlich zu beobachten, man muß vielmehr die Beobachtung in viele kurze Abschnitte zerlegen. Da die einzelnen Beobachtungsreihen sich meist nur auf kurze Entwicklungsstrecken beziehen, gehört eine große Zahl derselben dazu, um den ganzen Entwicklungszyklus lückenlos zusammenzustellen. Aus diesen Gesichtspunkten ergab sich das Ziel für die nachfolgenden Untersuchungen. Während die meisten bisherigen Coccidienforscher nur gefärbte Stadien mehr oder weniger glücklich kombinierten, habe ich das Studium des lebenden Objekts in erster Linie für maßgebend gehalten und die gefärbten Präparate hauptsächlich nur zur Kontrolle des am lebenden Tier Beobachteten und zum Studium des feinern Baues benutzt.

Für die Untersuchung der lebenden Cocciden wurden den Lithobien mit einem Scherenschnitt der Kopf und die hintersten Segmente abgeschnitten und der ganze Darmkanal mit einer Pinzette nach hinten herausgezogen, schnell auf einen Objektträger gelegt, der Länge nach aufgeschnitten und mit einer Nadel der Inhalt und auch der größte Teil der Epithelschicht abgestrichen; dann wurde schnell etwas Körperflüssigkeit von dem getöteten Lithobius darauf gedrückt, die ganze Masse mit einem Spatel gut ausgebreitet und mit einem Deckglas bedeckt, das mit Wachsfüßchen versehen war, hierauf wurde durch Umrandung des ganzen Deckgläschens mit Wachs die Luft möglichst schnell abgeschlossen. Meist genügt die von einem Lithobius gelieferte Flüssigkeit zur Verdünnung des Darminhalts; wenn nicht, so kann man einen kleinen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung hinzufügen, doch bleiben bei dieser Verdünnung die Coccidien weniger lange am Leben. In einem schnell und mit aller Vorsicht gemachten Präparat halten sich die Coccidien 2—3 Stunden und selbst länger frisch und entwickeln sich die einzelnen Stadien in normaler Weise weiter, so daß man kleine Abschnitte der Entwicklung immer direkt beobachten kann. Eine gute Kontrolle bieten die frei beweglichen Sporozoiten; sobald deren Bewegungen träger werden, muß man die Beobachtung einstellen und ein frisches Präparat anfertigen. Am Schluß der Beobachtung wurde stets das Deckglas schnell abgehoben, mit dem daran kleben bleibenden Darminhalt fixiert und gefärbt, um an dem gefärbten Präparat eine zweite Kontrolle dafür zu haben, daß wirklich noch keine Strukturveränderungen an den Coccidien vor sich gegangen waren.

Die schönsten Dauerpräparate erhält man in der einfachen Weise, daß der Darminhalt eines Lithobius in einer dünnen Schicht auf einem Deckglas ausgestrichen wird, worauf man das letztere mit der bestrichenen Seite auf die in einem Uhrschälchen befindliche Fixierungsflüssigkeit fallen läßt. Der Darminhalt ist so reich an koagulierenden Substanzen, daß sämtliche Inhaltskörper, die Epithelzellen, Coccidien und sonstigen Gebilde in der schönsten Weise aufgeklebt werden und man mit dem Deckglas alle Manipulationen des Härtens und Färbens durchmachen kann, ohne auch nur ein Partikelchen von demselben zu verlieren. Nur muß man darauf achten, daß das Deckglas horizontal auf die Fixierungsflüssigkeit auffällt. Zweckmäßig ist es auch, um eine schnelle Koagulierung der Flüssigkeit herbeizuführen, heiße Fixierungsflüssigkeiten anzuwenden.

Außer diesen Präparaten wurden auch zahlreiche Schnittserien durch ganze Darmkanäle der Lithobien angefertigt, um den Sitz der Coccidien festzustellen und ihre feinste Organisation zu studieren. Für sehr dünne Schnitte durch die Coccidien empfiehlt es sich, einzelne Tröpfchen des Darminhalts in die Fixierungsflüssigkeit fallen zu lassen; sie koagulieren sofort zu einer kleinen weißen Kugel, die sehr bequem eingebettet und in feinste Schnitte zerlegt werden kann.

Zur Fixierung wurden die verschiedensten Flüssigkeiten probiert, am besten wirkte die von mir schon öfter empfohlene Mischung von zwei Teilen wäßriger konzentrierter Sublimatlösung und ein Teil absoluten Alkohols, hierbei tritt weder Schrumpfung noch Quellung ein; wird der Mischung noch eine Spur Eisessig hinzugefügt, so erleichtert man dadurch die Färbung des Kerns, indessen darf es ja nicht zu viel sein, da sonst sofort Quellung eintritt. Die Mischung wird, wie oben erwähnt, heiß angewandt und zwar so warm, daß man es gerade noch mit der Hand aushalten kann. Bei Sublimatfixierung wurde mit jodhaltigem Alkohol ausgewaschen. Ebenso warm wie die Sublimatmischung wurde auch Chrom-Osmium-Essigsäure (nach Flemming) und Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (nach Herrmann) angewandt. Letztere wirkt besser. Beide Fixierungen waren besonders geeignet, den Binnenkörper des Kerns deutlich hervortreten zu lassen. Die verschiedenen Pikrinsäuremischungen haben sich für die Coccidien nicht besonders bewährt. Osmiumdämpfe waren für manche Zwecke (z. B. für die Geißeln der Mikrogameten und die myophanartigen Längsstreifen der Sporozoiten) sehr geeignet.

Von Farbstoffen wurde eine große Anzahl versucht, aber nur mit wenigen gute Resultate erzielt. Nach Sublimatbehandlung war die weitaus beste Färbung die Tinktion mit gewöhnlichem Grenacherschem Hämatoxylin und zwar mit sehr stark verdünnten Lösungen (1 ccm Farbstofflösung auf 200 ccm Wasser), die ich sehr lange (24—48 Stunden) einwirken ließ. Meist waren die Kerne so prachtvoll distinkt gefärbt, daß eine Differenzierung mit salzsaurem Alkohol nicht notwendig war. Um die Färbung haltbarer zu machen, wurde mit schwach ammoniakalischem Alkohol ausgewaschen. In 48 Stunden waren selbst die hartnäckigsten Dauercysten schön durchgefärbt. Für schwer färbbare Kernstadien wurde auch mit gutem Erfolg bisweilen das saure Delafieldsche Hämatoxylin nach Bütschlis Angabe [92, S. 30] angewendet, ebenso Mayers Hämalaun. Weniger gut wirkte Ehrlichs Hämatoxylin. Die gebräuchlichsten Kernfarbstoffe, Boraxkarmin und Alaunkarmin nach Grenacher, waren für manche Stadien brauchbar, bei Cysten versagten sie aber ganz, weil sie zu schlecht eindringen.

Nach Anwendung der Osmiumgemische färbt Pikrokarmin sehr deutlich die Binnenkörper (Karyosomes Labbés) der Kerne, schlechter das Chromatin. Die sonst für Total- wie Schnittfärbung vieler Protozoen hervorragende Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain ist für die Kernfärbung bei dem vorliegenden Objekt deswegen wenig geeignet, weil manche Granulationen (Reservestoffe im Protoplasma) den Farbstoff fester halten als die Kernsubstanzen; aus diesem Grunde leistet sie aber für das Studium der ersteren gute Dienste. Dasselbe gilt von manchen Teerfarbstoffen, z. B. Thionin, welches bei anderen Protozoen reine Kernfärbung ergibt, färbt hier nur das Plasma und seine Inhaltsgebilde. Säurefuchsin hingegen gibt gute Kernfärbungen.

Für spezielle Zwecke wurden auch verschiedene Doppelfärbungen angewandt, so die Rhumblersche Methylgrün-Eosin-Mischung, das Biondi-Heidenhainsche und Flemmingsche Dreifarbengemisch, worüber an den betreffenden Stellen das Nötige erwähnt werden soll.

Als Einschlußmittel wurde außer Kanadabalsam und Dammarharz Glyzerin und für das Studium der Geißeln auch mit Vorteil essigsaures Kali benutzt.

Unentbehrlich für das Auffinden der kleinen Objekte im Präparat ist ein verschiebbarer Objekttisch mit Nonius. Zum Studium des feineren Baues wurde meist künstliches Licht (Auerlicht, und für die stärksten Vergrößerungen Zirkonlicht) benutzt.

Kurze Übersicht des Zeugungskreises von Coccidium schubergi.

(Hierzu das Schema auf Tafel XIII.)

Bevor ich die spezielle Schilderung der einzelnen Entwicklungsstadien von Coccidium schubergi gebe, will ich zum leichteren Verständnis des Nachfolgenden die auf den Entwicklungszyklus bezüglichen Resultate kurz zusammengefaßt vorausschicken, besonders auch, weil es mir zweckmäßig erscheint, die Nomenklatur der einzelnen Stadien vorher festzustellen und zu erläutern.

Das jüngste Stadium unseres Parasiten, welches frei beweglich ist und die Fähigkeit besitzt, durch Eindringen in das Darmepithel die Infektion zu vermitteln, ist ein sichelförmiger Keim. Derselbe wächst, nachdem er in eine Darmepithelzelle sich eingenistet hat, zu einer kugligen Zelle, dem ausgebildeten Coccidium, heran, und zwar geschieht dies auf Kosten der Wirtszelle, die hierbei zugrunde geht. Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die erwachsene Coccidie, nachdem sich ihr Kern durch wiederholte Zweiteilung vermehrt hat, in eine verschieden große Anzahl von Teilstücken, die eine ähnliche Gestalt annehmen wie die ursprünglichen Sichelkeime, aus denen die Coccidie hervorgegangen ist, in ihrem feineren Bau aber doch bestimmte Unterschiede aufweisen. Diese Fortpflanzungskörper dringen in andere Epithelzellen ein und können eine ähnliche Entwicklung durchmachen wie ihre Mutterzellen; sie dienen zur Ausbreitung der Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirtstieres. Ich will diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei der die Zelle durch einfache Spaltung in zahlreiche Teilstücke zerfällt, in Übereinstimmung mit der bei den Rhizopoden (Trichosphaerium, 99) von mir eingeführten Nomenklatur, als Schizogonie bezeichnen. Die bisher üblichen Bezeichnungen, wie direkte oder freie Vermehrung, cycle asporulé, endogene Sporulation, sind zweideutig oder nicht sehr bezeichnend. Die bei der Schizogonie entstehenden frei beweglichen Teilstücke nenne ich nach dem Vorgange Simonds Merozoiten, ihre Mutterzellen Schizonten.

Außer dieser ungeschlechtlichen Vermehrung, die zur Ausbreitung der Parasiten im Wirtstier dient (Autoinfektion), findet sich noch eine andere Art der Fortpflanzung, nämlich die Bildung von Dauersporen, welche die Neuinfektion anderer Wirtsindividuen vermittelt. Dieselbe wird bedingt durch einen Geschlechtsakt und kann deshalb als geschlechtliche Fortpflanzung der ungeschlechtlichen Schizogonie gegenübergestellt werden. Ich will sie als Sporogonie bezeichnen.

Die Merozoiten können sich nämlich in dreifacher Weise entwickeln; entweder wachsen sie schnell heran, ohne bedeutende Quantitäten von Reservenahrung in sich aufzuspeichern, und werden dann zu Schizonten, oder sie entwickeln sich langsamer, speichern aber dabei reichlich dotterartige Reservestoffe auf und bilden sich durch einen Reifungsprozeß unter Ausstoßung von Kernsubstanz zu weiblichen Geschlechtszellen aus. Ein dritter Teil der Merozoiten endlich wächst ebenfalls langsam heran, aber ohne Reservestoffe zu bilden; statt dessen nimmt ihr Protoplasma ein dichteres Gefüge an, so daß sie von den Schizonten auch zu unterscheiden sind. Nachdem diese Zellen volle Größe erreicht haben, teilt sich der Kern auf multiple Weise, also anders als bei der Schizogonie, in viele Teilstücke, die an die Oberfläche der Zelle rücken und sich hier mit einer geringen Menge von Protoplasma als kleine, sichelartige Körperchen abschnüren, indem sie den größten Teil der Zelle als Restkörper zurücklassen. Diese Körper entwickeln zwei Geißeln und besitzen eine große Beweglichkeit; es sind die männlichen Geschlechtszellen, welche imstande sind, die weiblichen aufzusuchen und zu befruchten. Bei

ihrer Bildung geht ebenso wie bei den weiblichen Zellen ein Teil der Kernsubstanz zugrunde. Wegen der bedeutenden Größendifferenz der weiblichen und männlichen Geschlechtszellen haben Siedlecki und ich dieselben als Makro- und Mikrogameten unterschieden. Die Mutterzellen der letzteren können als Mikrogametocyten bezeichnet werden. Die Befruchtung erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Eiern der Metazoen, der Makrogamet bildet einen Empfängnishügel, in dessen Kuppe der Mikrogamet mit seiner Spitze eindringt, worauf sich der Vorsprung zurückzieht und eine der Mikropyle vergleichbare trichterartige Einsenkung gebildet wird, durch welche der Mikrogamet vollständig in das Innere des Mikrogameten eindringt. Schon während dieser Vorgänge wird auf der Oberfläche des Makrogameten eine dicke Membran abgeschieden, welche es verhindert, daß mehr als ein einziger Mikrogamet in denselben eindringt. Innerhalb dieser dicken Cystenhülle verschmelzen nun die beiden Kerne der Gameten miteinander, welcher Prozeß bedeutende Zeit in Anspruch nimmt. Häufig wird schon in diesem Zustande die Cyste, die man als Oocyste bezeichnen kann, mit dem Kot aus dem Darm des Wirts entleert, in anderen Fällen geschieht dies erst, nachdem der Cysteninhalt sich weiter entwickelt hat. Der Makrogamet hat, wie erwähnt, erst durch die Befruchtung die Fähigkeit der Sporogonie erlangt, und man kann die Copula daher auch Sporont nennen. Der aus der Verschmelzung des Makro- und Mikrogametenkerns entstandene Sporontenkern teilt sich in zwei Tochterkerne, deren jeder wieder auf dieselbe Weise in zwei geteilt wird. Erst nachdem die vier Kerne sich regelmäßig in dem Protoplasma verteilt haben, zerfällt auch der Oocysteninhalt in vier gleiche Teilstücke, deren Zentrum von je einem Kern eingenommen wird. Diese vier Zellen, die man als Sporoblasten bezeichnen kann, entwickeln sich unter Abscheidung einer dicken, undurchlässigen Hülle auf ihrer Oberfläche zu den sekundären Cysten oder Sporocysten, welche in dem entleerten Kot des Wirtstieres eintrocknen können und überhaupt gegen äußere Einflüsse sehr widerstandsfähig sind. Der Kern jeder Sporocyste teilt sich in ähnlicher Weise wie der Sporontenkern in zwei, worauf auch das Plasma — unter Zurücklassung eines großen Restkörpers — in zwei sichelförmige Keime zerfällt, welche wir im Gegensatz zu den Merozoiten, von denen sie durch ihren abweichenden Bau leicht zu unterscheiden sind, Sporozoiten nennen wollen. Wenn eine solche reife Oocyste mit ihren vier Sporocysten und acht Sporozoiten in den Darmkanal eines Lithobius gelangt, so platzen unter dem Einfluß des Darmsaftes die Hüllen der Sporocysten auseinander, die Sporozoiten kriechen durch ein kreisrundes Loch, welches sich in der Oocystenhülle bildet, heraus, bohren sich in die Darmepithelzellen ein, wachsen zu Schizonten heran und verbreiten sich durch Schizogonie im ganzen Darmepithel. Hiermit ist der Zeugungskreis des Coccidiums geschlossen. Derselbe dokumentiert sich durch den Wechsel von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel.

Die künstliche Reininfektion der Lithobien mit Coccidium schubergi.

Da im Darmkanal des Lithobius drei Coccidienarten leben und von jeder derselben eine Menge von verschiedenen Entwicklungsstadien gleichzeitig vorhanden sein kann, findet man häufig bei der Untersuchung des Darminhalts ein solches Chaos von Formen, daß es auf den ersten Blick unmöglich erscheint, sich hindurch zu finden und die Zugehörigkeit der vorliegenden Stadien zu einer der drei Spezies festzustellen. Bei anhaltendem Studium ist dies aber doch möglich, weil sich kleine Unterschiede bei allen Stadien auffinden lassen. Um jedoch sicher zu gehen und die durch Kombination gewonnenen Resultate zu prüfen, war es notwendig, Reininfektionen mit nur einer Coccidienart im Lithobius-Darm künstlich zu bewerkstelligen, und

es haben diese Versuche, die nach manchen vergeblichen Mühen, unter großem Zeitaufwand endlich gelangen, mir doch gezeigt, daß manche durch Kombination und durch Vergleich mit den anderen Coccidien gewonnenen Schlüsse irrtümlich waren. Besonders bezieht sich dies auf die verschiedenen Kernteilungsmodi, welche in dem Entwicklungszyklus der Coccidien vorkommen. Hier scheint die größte Mannigfaltigkeit und Variabilität vorzuliegen, und man darf nicht von einer Form auf die andere schließen.

Bei der Auswahl des Materials für die künstlichen Infektionen war ich sehr vom Glück begünstigt. Wie schon früher erwähnt, waren die im hiesigen Institutsgarten lebenden Lithobien alle infiziert, meist mit allen drei Coccidienarten; hingegen fanden sich unter den im Grunewald bei Berlin an einer bestimmten Stelle gefangenen Lithobien fast keine infizierten Individuen. Die letzteren benutzte ich zu meinen Zuchtversuchen. Ich verfuhr folgendermaßen: Zunächst sammelte ich Faeces von infizierten Lithobien aus dem Institutsgarten in der im Kapitel über die Untersuchungsmethoden geschilderten Weise. Die Infektion ist oft so stark, daß die Faeces fast nur aus Coccidiencysten bestehen, und es kommt, obwohl nicht häufig, vor, daß sich in einem Kotballen nur Cysten einer einzigen Coccidienart finden. Ich fand z. B. einen Lithobius, der immer nur Cysten von Coccidium schubergi entleerte, also offenbar nur mit dieser einen Art infiziert war; er lieferte mir reiches Material für die Infektionsversuche mit dieser Spezies. Um genau untersuchen zu können, wurden die feucht gehaltenen Kotmassen, die ja, wie früher erwähnt, auf die Deckgläser abgelegt waren, mit einem anderen Deckglas bedeckt und breit gequetscht (natürlich nicht so stark, daß die Cysten dabei zerdrückt wurden). Nachdem so eine übersehbare und durchsehbare Kotschicht gewonnen war, wurden sie mit Hilfe des verschiebbaren Objekttisches mit Nonius durchmustert. Die Kotballen, welche nur Cysten einer Art enthielten, wurden für die Infektionsversuche aufgehoben. Anfangs habe ich dies sehr vorsichtig in der feuchten Kammer gemacht, mich aber bald überzeugt, daß man den Kot ruhig eintrocknen lassen kann und daß die Cysten darunter nicht leiden. Nachdem ich diese Erfahrung gemacht, wurde einfach das obere Deckglas vorsichtig abgehoben; die Faeces trockneten allmählich auf dem unteren Deckglas fest, und derartige Deckgläser wurden dann aufeinander in ein Kästchen gelegt und für die spätere Verwendung aufgehoben. Für die Infektionsversuche wurde mit einer feinen Lancettnadel ein Stückchen von dem die Cysten enthaltenden Kot vom Deckglas abgesprengt und auf ein Tröpfchen des flüssigen Mehlwurminhalts gebracht, oder es wurden bei frischem Kot nach einer Verdünnung mit Wasser einige Cysten unter dem Mikroskop mit einer Kapillare herausgefischt und auf das Mehlwurmfleisch gebracht; dieses wurde mit einer Nadel dem Versuchstier so lange vor die Mundöffnung gehalten, bis dasselbe es ganz verzehrt hatte. Die kugligen Cysten von Coccidium schubergi waren am günstigsten für die Infektion, weil sie sich meistens in großen Mengen im Kot zusammengeballt fanden, wenn sie überhaupt vorkamen, was nicht häufig der Fall war. — Schwieriger als die Beschaffung dieses Infektionsmaterials war es, sich bei den zu infizierenden Lithobien zu überzeugen, daß sie noch keine Coccidien im Darm enthielten. Auch hier konnte nur die genaue Kotkontrolle Sicherheit gewähren, wenn auch die Grunewald-Lithobien, der Erfahrung nach, nur selten infiziert waren. Ich machte zunächst mit einem Lithobius, in dessen Faeces ich keine Cysten fand, eine Probeinfektion. Nach der Verfütterung der Cysten wurde täglich der abgelegte Kot des nur mit dem Mehlwurmfleisch gefütterten Tieres untersucht. Aber erst am siebenten Tage traten die kugligen Cysten von Coccidium schubergi auf. Ich hatte also zwei wichtige Resultate, erstens, daß das Versuchstier nicht vorher infiziert gewesen war, und zweitens, daß der Entwicklungszyklus von Coccidium schubergi bis zu seinem Abschluß eine

Woche dauert. Hieraus ergab sich der Operationsplan für die ferneren Infektionen. Eine Anzahl Lithobien wurde in Einzelhaft (nur mit Mehlwürmern gefüttert) sieben Tage gehalten und nach dieser Zeit alle abgelegten Faeces auf das Vorkommen von Cysten untersucht. Fanden sich keine, so hatte ich die Gewißheit, daß die betreffenden Lithobien nicht infiziert waren, und ich konnte sie für die Versuche verwenden. — Im ganzen sind mir im Laufe der letzten zwei Jahre 12 derartige künstliche Reininfektionen gelungen, hiervon 11 mit Coccidium schubergi, 1 mit Coccidium lacazei, 13 mißlangen aus mir unbekannten Gründen.

Nachdem festgestellt war, daß der ganze Zeugungskreis bei Coccidium schubergi in 7 Tagen (in einem zweiten Falle waren es 8 Tage) verläuft, galt es nun zu ermitteln, in welcher Zeit die einzelnen Entwicklungsstadien desselben durchlaufen werden. Um dies zu untersuchen, wurden die Lithobien in verschiedenen Zeitabständen nach erfolgter Infektion getötet und ihr Darminhalt genau untersucht. Es ergaben sich in den 11 Fällen folgende Resultate:

1. Tötung 1 Stunde nach der Infektion (zahlreiche Cysten verfüttert). Sporozoiten zum Teil schon ausgekrochen, bei andern Cysten konnte das Auskriechen im Präparat erst nach einer weitern Stunde beobachtet werden; die Sporozoiten dringen sofort in die benachbarten Epithelzellen ein.

2. Tötung 24 Stunden nach der Infektion. Wenige freie Merozoiten, in den Epithelzellen halb erwachsene Coccidien und einige erwachsene Schizonten, zum Teil in Kernteilung.

3. Tötung nach 2 Tagen. Viele Stadien der Schizogonie, freie Merozoiten, Eindringen in die Epithelzellen beobachtet.

4. Tötung nach 3 Tagen, dasselbe wie 3)
5. „ „ 3 „ „ „ „
6. „ „ 4 „ „ „ „
7. „ „ 5 „ „ „ „
} nur Steigerung der Zahl der Parasiten.

8. „ „ 5 „ Die ersten jungen Makrogameten und Mikrogametoblasten treten neben den zahlreichen Stadien der Schizogonie auf.

9. Tötung nach 6 Tagen. Zahlreiche geschlechtliche und ungeschlechtliche Individuen, Makrogameten, meist noch nicht ganz ausgebildet, einzelne aber schon in Reifung begriffen, Mikrogametoblasten meist in Kernteilung, einzelne Mikrogameten schon frei, ganz vereinzelte Befruchtungsstadien.

10. Tötung nach 7 Tagen. Wenige Stadien der Schizogonie, viele reife und auch befruchtete Makrogameten, Befruchtung im Präparat zu beobachten, einzelne Oocysten schon fertig; wenige Mikrogametoblasten noch in Kernteilung, die meisten Mikrogameten schon frei.

11. Tötung nach 20 Tagen. Bei diesem Individuum wurden vom 7. Tage ab Cysten abgelegt, die alle Tage sorgfältig mit den Deckgläsern entfernt wurden, nach 15 Tagen fanden sich keine Cysten mehr im Kot, und nach der Tötung wurden auch keine Coccidien im Darminhalt gefunden, die Krankheit war also von selbst geheilt.

Bei der nur einmal ausgeführten Infektion mit Coccidium lacazei wurde bis zur Ablage der Cysten gewartet, die bereits nach 5 Tagen erfolgte. Nach der Tötung fanden sich alle möglichen Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung, aber nur wenige der Schizogonie, ähnlich wie bei Nr. 10 des Coccidium schubergi.

Im Verlauf der nachfolgenden speziellen Darstellung des ganzen Zeugungskreises und des feinern Baues von Coccidium schubergi werde ich noch öfter auf die Ergebnisse der hier

nur kurz geschilderten künstlichen Infektion zurückkommen, weil nur sie es ermöglichten, die Unterschiede der drei Coccidienarten festzustellen und die einzelnen Entwicklungsstadien richtig zu kombinieren.

Spezielle Schilderung des Zeugungskreises von Coccidium schubergi (Vergleich desselben mit anderen Coccidien).

1. Die Sporozoiten.

Wie in der Übersicht des Entwicklungszyklus erwähnt wurde, muß man die aus den Oocysten auskriechenden Sichelkeime, welche die Infektion vermitteln, von den auf ungeschlechtliche Weise, durch Schizogonie, im Darmkanal des neuen Wirts entstehenden unterscheiden; die ersteren sind die Sporozoiten, während ich die letzteren Merozoiten (nach Simond) nenne. Das Auskriechen der Sporozoiten aus den Oocysten ist leicht zu beobachten und wird später in dem Kapitel über die Bildung der Sporocysten genauer beschrieben werden.

Die Gestalt der Sporozoiten ist gewöhnlich schwach sichelförmig, weshalb man sie ja auch als „sichelförmige Keime“ bezeichnet hat, doch kann dieselbe, wie wir sehen werden, recht wechseln. Ihre Länge schwankt zwischen 15—20 μ, bei einem mittlern Querdurchmesser von 4—6 μ. Sie sind gegenüber den viel plumpern Merozoiten schlank zu nennen (vgl. Tafel VIV Fig. 1 u. 15). Bei schwacher Vergrößerung erscheinen sie fast hyalin, bei stärkerer gleichmäßig feinkörnig, bei stärkster löst sich diese Granulierung in das Bild eines feinen Netzwerks auf, das ich für den optischen Ausdruck eines Alveolensystems halte. Die Alveolen sind sehr klein ($^1/_2$—1 μ) und von recht gleichmäßiger Größe. Sie sind schon am lebenden Objekt zu erkennen, besonders deutlich treten sie aber an gefärbten Präparaten hervor (Fig. 2). Eine Unterscheidung von Ekto- und Entoplasma ist nicht möglich. Auch fehlt eine besonders differenzierte Hautschicht oder Pellicula. Auffallende körnige Gebilde finden sich nicht im Weichkörper, nur die gewöhnlichen kleinen Mikrosomen, die in jedem Protoplasma zu finden sind, liegen auch hier in den Alveolenwänden und in den Ecken zwischen denselben.

Das Vorderende des Sporozoiten läuft in eine scharfe Spitze aus; dieselbe ist etwas stärker lichtbrechend als der übrige Körper, welcher nur geringes Lichtbrechungsvermögen besitzt, und scheint aus konsistenterm Plasma gebildet zu sein. Bisweilen setzt sich diese kleine Spitze rechts scharf ab (Fig. 1*e*), so daß man sie als „Rostrum“ bezeichnen könnte. Das Hinterende läuft, obwohl sich allmählich verjüngend, nicht so spitz zu, sondern ist leicht abgerundet.

Der Zellkern liegt in der Mitte oder häufig etwas vor der Mitte an der breitesten Stelle des Körpers. Er besitzt kuglige Gestalt und ist im Leben als heller Fleck zu erkennen, in dem man bei starker Vergrößerung einige stärker lichtbrechende Körnchen bemerkt, auch Verbindungsfäden sind zwischen ihnen bisweilen deutlich wahrzunehmen. An gefärbten Präparaten kann man feststellen, daß die stärker lichtbrechenden Körnchen aus chromatischer Substanz bestehen und daß dieselben durch farblos bleibende Lininfäden (oder wohl richtiger Alveolenwände) zu einem Kerngerüst verbunden sind (Fig. 2 und 24). Ein größerer, sich anders färbender Binnenkörper ist nicht wahrzunehmen, auch nicht bei Anwendung von Osmiumsäure, die sonst das Karyosom sehr deutlich hervortreten läßt. Eine besondere Kernmembran ist als doppelt konturierte Schicht nicht sicher nachzuweisen, doch ist die Begrenzung des Kerns glatt und scharf. Die kleinen Chromatinkörper besitzen alle ungefähr die gleiche Größe (Fig. 24). — Die Sporozoiten von Coccidium lacazei sind fast doppelt so groß und daher leicht zu unter-

scheiden; ihr Bau zeigt keine Abweichungen. Bei Adelea zeigen die Sporozoiten mehr gedrungene Gestalt, sie sind eher bohnen- als sichelförmig zu nennen (cf. Siedlecki, 99, Tab. 3, Fig. 40), ihre Größe ist ähnlich wie bei Coccidium lacazei.

2. Die Bewegungen der Sporozoiten und das Eindringen in die Epithelzellen.

Man kann bei den freien Sporozoiten zwei Arten von Bewegungen unterscheiden, nämlich Gestaltveränderungen und Vorwärtsbewegungen. Die ersteren kennt man schon lange, die letzteren sind meines Wissens vor Siedlecki und mir nicht beschrieben worden; in unserer vorläufigen Mitteilung [97] haben wir die Art dieser Bewegung schon kurz erläutert.

Ich bespreche zunächst die Gestaltveränderungen. Man kann zwei Arten derselben unterscheiden: 1. Krümmungen, 2. Kontraktionen.

Die Krümmungen sind schon lange bekannt, bereits Eimer [70] hat dieselben gut beschrieben. Er sagt (S. 6) von den Sichelkeimen der Mäusecoccidien: „Die Bewegungen bestanden in einem offenbar willkürlichen sich Beugen und Strecken des Körpers in der Art, daß die Beugung stets nach derselben Richtung, nämlich nach der konkaven Seite des Viertelmondes hinging. Manchmal beugten sich seine beiden spitzen Enden gleichzeitig nach dieser Richtung hin, die Konkavität vermehrend, so daß eine mehr C-förmige Figur entstand. Öfter bog nur das eine Ende des Körpers ein, und es konnte auf diese Weise z. B. die Form einer 9 annähernd gebildet werden.“ Diese Beschreibung Eimers gilt im wesentlichen auch für die Sporozoiten unserer Form. Die Fig. 1*b*, 1*e* 1*g* zeigen verschiedene Stadien der Krümmung, die in 1*b* ihren Höhepunkt erreicht. Bei den schlanken Sporozoiten krümmen sich gewöhnlich beide Enden gegeneinander, während bei den plumpen Merozoiten meist nur das Hinterende umgebogen wird (vgl. Fig. 1*b* und 15*b* u. *c*). In Übereinstimmung mit Schuberg [95] habe ich auch beobachtet, daß häufig die Krümmung nicht genau in einer Ebene erfolgt, sondern daß sich das eine Ende des Sporozoiten etwas aus derselben heraus krümmt.

Die Biegungen wechseln regelmäßig mit Streckungen ab, von denen Eimer angibt, daß sie mit größter Unregelmäßigkeit bald rasch, bald in längeren Zwischenräumen aufeinander folgten. Bei unserer Form ist dieses Verhalten nicht zu beobachten, vielmehr verlaufen die Vorgänge hier bei lebensfrischen Sichelkeimen mit großer Regelmäßigkeit; ich habe daher die Vermutung, daß Eimer nicht mehr ganz lebenskräftige Stadien vor sich gehabt hat. Das Zusammenkrümmen erfolgt stets sehr langsam und gleichmäßig; wenn der höchste Grad der Krümmung erreicht ist, tritt eine kleine Ruhepause von einigen Sekunden ein, dann beginnt sofort die Streckung; zunächst entfernen sich die Spitzen langsam voneinander, plötzlich bekommt aber der Organismus einen Ruck, und die Enden schnellen lebhaft auseinander. Es macht den Eindruck, als ob momentan ein Hemmnis, welches der Streckung entgegenwirkte, überwunden wäre. Diese ruckartige Streckung ist, wie wir sehen werden, ein wichtiges Hilfsmittel beim Eindringen in die Epithelzellen des Darms.

Die Angaben der Autoren vom Amoeboidwerden der Sichelkeime (Eimer, R. Pfeiffer) sind wohl auf Absterbungserscheinungen zurückzuführen; kurz vor dem Tode kommt es vor, daß die Keime sich ganz zu einer Kugel zusammenrollen, die dann vor ihrer Auflösung zuweilen sehr langsame amoeboide Konturveränderungen zeigt. Bei frischem Material kann man derartiges niemals beobachten, wie ich in Übereinstimmung mit Schuberg [95] betonen muß.

Die zweite Art der Gestaltveränderungen bei den Sichelkeimen besteht in ringförmigen Einziehungen. Die Einschnürung beginnt gewöhnlich dicht hinter der hyalinen Spitze des

Vorderendes und verläuft dann langsam als stetig fortschreitende Kontraktionswelle nach hinten über den ganzen Körper. Fig. 1*d* zeigt einen derartig eingeschnürten Keim. Auch diese Art der Bewegung unterstützt das Eindringen in die Epithelzellen (cf. Fig. 1*c*, 1*k*). A. Schneider [92b] hat eine ähnliche „Metabolie“ der Sporozoiten schon bei Eimeria (Baroussia) nepae beobachtet. Ringförmig den Körper umgebende kontraktile Elemente, wie sie bei den Gregarinen bekannt sind, lassen sich bei den Sporozoiten auch mit stärkster Vergrößerung sowie nach Behandlung mit Goldchlorid nicht wahrnehmen. Ob sie aber ganz fehlen und vielleicht einer dünnen kontraktilen Ektoplasmaschicht die Verantwortung für die Kontraktionen zuzuschreiben ist, läßt sich bei der Kleinheit der Sporozoiten nicht entscheiden. Bei den Krümmungen der Keime sowie bei ihrer Vorwärtsbewegung, auf die ich gleich eingehen werde, macht sich auf der Oberfläche derselben eine feine Längsstreifung bemerkbar (Fig. 1*e*, 15*a—c*). Dieselbe ist besonders am Hinterende deutlich, während nach vorn zu die feinen Linien allmählich undeutlich werden und verstreichen. Im Moment der Krümmung ist der Verlauf der Linien deutlich spiralig (Fig. 1*e*). Auch bei den Sporozoiten von Adelea haben Siedlecki und ich diese Längsstreifung beobachtet. Im Ruhezustand und auf Präparaten vermochten wir dieselbe nicht zu erkennen. Bei Anwendung von Goldchlorid schien mir zuweilen eine Andeutung derselben erkennbar zu sein, doch war das Bild so undeutlich, daß ich von dem Vorhandensein differenzierter Myocytfibrillen, wie man sie z. B. bei Drepanidium nachweisen kann, nicht überzeugt bin. Siedlecki [99] meint: „Nous pensons qu'elle est due (la striation) à un arrangement particulier des granules protoplasmiques qui ne se produit qu'au moment des mouvements et qui en est peut-être une conséquence.“ Ich habe eine ähnliche Vorstellung und führe die Längsstreifung auf eine Anordnung der oberflächlichen Plasmaalveolen in Längsreihen zurück[1]). Die Körnchen an den Ecken zwischen den aneinander stoßenden Alveolen sind dann natürlich auch in Längsreihen angeordnet (Fig. 15*c*).

Außer uns hat diese Streifung der Sporozoiten auch Léger [98a] bei Echinospora beobachtet, aber merkwürdigerweise sie gerade am deutlichsten am Vorderende gesehen. Er sagt: „Les zoospores présentent cette particularité intéressante, de montrer vers le pôle antérieur de petites lignes sombres à peu près parallèles, souvent spiralées, qui vont en s'atténuant jusque vers le milieu de l'être.“ Auch Léger ist über die Bedeutung dieser Streifung zu keinem Resultat gekommen, er neigt der Ansicht zu, sie als „myonèmes rudimentaires“ zu betrachten.

Ich wende mich nun zur Vorwärtsbewegung der Sichelkeime; dieselbe ist leicht zu beobachten, und es ist wunderbar, daß sie vor Siedlecki und mir unbemerkt geblieben ist. Sie wechselt mit den Krümmungsbewegungen ab. Nachdem der Keim 3—4 mal sich gekrümmt und gestreckt hat, setzt er sich in Bewegung und zwar stets mit der Spitze voran, meist in gerader Richtung langsam und stetig, ohne zu wackeln und zu rucken. Nachdem er eine Strecke, die ungefähr 5—7 mal seine eigene Länge übertrifft, zurückgelegt, ruht er wieder und füllt diese Pause mit Knickbewegungen aus, nach 3—4 derselben setzt er die Vorwärtsbewegung wieder fort. Solange er lebenskräftig ist, wechselt dieses Spiel fortwährend ab. Das gleichmäßige Vorwärtsschieben der Keime zeigt die größte Ähnlichkeit mit der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen, und es war nicht schwierig, auch hier dieselben Ursachen für sie nachzuweisen, welche Schewiakoff [94] bei den Gregarinen entdeckt hat. Beobachtet man einen Sichelkeim, nachdem er soeben nach mehrmaligen Knickbewegungen sich

[1]) Vgl. die längsstreifig alveoläre Struktur der Muskelfibrillen nach Bütschli [92].

gestreckt hat, mit starker Vergrößerung, so bemerkt man plötzlich, wie kleine Körnchen, welche man im Darminhalt ja stets in der Umgebung des Keimes findet, längs seiner Oberfläche von vorn nach hinten wandern; sobald sie am hinteren Ende angelangt sind, beginnt die Vorwärtsbewegung der Sporozoiten, während die Körnchen auf der Oberfläche in entgegengesetzter Richtung abströmen (vgl. Fig. 1*c* u. 15*a*, wo der Pfeil links die Bewegungsrichtung des Sporozoiten, der rechts die der Körnchen andeutet). Blendet man stark ab, so bemerkt man ohne weiteres, daß die rückwärts strömenden Körnchen einer dünnen hyalinen Schicht aufgelagert sind, welche die Oberfläche des Sporozoiten bedeckt. Nur die Spitze ist frei davon, vorn ist diese hyaline Hülle dünn, nach hinten zu wird sie dicker und läuft in einen feinen Faden oder Strang aus, der bei der Vorwärtsbewegung des Keims immer länger wird (Fig. 1*c*, 1*f*, 15*a*). Sehr deutlich kann man sich, ebenso wie bei den Gregarinen nach Schewiakoff, auch hier diese Abscheidung des Gallertfadens machen, wenn man etwas Sepia mit dem Darminhalt, der die Sporozoiten erhält, vermischt; auch gelingt es bisweilen, durch Fixieren mit Osmiumdämpfen die Gallertstiele recht gut zu erhalten. Es wird also bei den Sporozoiten ebenso wie bei den Gregarinen auf der ganzen Oberfläche des Körpers eine Substanz ausgeschieden, die klebrige, gallertige Konsistenz besitzt, stark quillt, starr wird und durch ihre Anhäufung am hinteren Ende und gleichzeitige Festheftung an der Unterlage oder an festliegenden Fremdkörpern den Keim vorschiebt. Daß diese anfangs flüssige Substanz schnell ihre Konsistenz ändert und fester, ja sogar elastisch wird, geht aus einer Beobachtung hervor, die in Fig. 1*f* u. 1*g* skizziert ist. Der in Fig. 1*f* gezeichnete Keim lag beim Beginn der Bewegung an dem kleinen Stein *a*; an diesem wurde bei der Bewegung der Gallertstiel befestigt. Während des Vorrückens stieß der Keim an den Stein *b*, und hier klebte die Gallerte wieder fest, so daß also die Steinchen *a* und *b* durch eine Gallertbrücke vereinigt waren. Nachdem der Sporozoit noch eine kleine Strecke über *b* vorgerückt war, kam er zur Ruhe, und nun begann die Knickbewegung. Bei der Krümmung seines Hinterendes zog er den Stein *b* etwas an sich heran (Fig. 1*g*), und hierbei riß mit plötzlichem Ruck der Faden *a*—*b* bei *b* ab und schnurrte wie ein Gummiband nach *a* zu einem Fadenknäuel zusammen.

Eine feinere Zusammensetzung des Gallerstiels kann man bei der Kleinheit der Sporozoiten nicht wahrnehmen. Doch glaube ich, daß hier die Verhältnisse auch einfacher liegen als bei den Gregarinen, wo man eine Zusammensetzung des Gallertzylinders aus einzelnen Fäden nachweisen kann (cf. Schewiakoff); denn bei den Sporozoiten fehlen ja die komplizierten Differenzierungen des Ektoplasmas, die man bei den Gregarinen findet, vollständig. Wir haben keine Pellicula und können überhaupt kein gesondertes Ektoplasma unterscheiden. Ob die oben erwähnte Streifung des Plasmas etwas mit der Gallertabscheidung zu tun hat, vermag ich nicht zu sagen. Man findet dieselbe, wie erwähnt, auch bei den Knickbewegungen deutlich ausgeprägt.

Der Wechsel von Bewegung und Ruhepausen findet sich auch bei den Gregarinen, doch viel weniger regelmäßig als bei den Sporozoiten, und die Gregarinen können sehr lange in der Vorwärtsbewegung bleiben (1—2 Stunden), während die Sichelkeime es nur wenige Sekunden vermögen. Die viel kleineren Körper der letzteren haben natürlich eine relativ viel größere Oberfläche und müssen daher auch relativ mehr Gallerte produzieren. Sobald die Gallerte verbraucht ist, muß der Körper ruhen und neue fabrizieren, und dies muß bei dem kleinen Körper der Sporozoiten oft eintreten; bei dem großen der Gregarinen kann mehr Vorrat an Gallerte angesammelt werden, und sie verharren daher seltener in Ruhe, dann aber längere Zeit.

Die Bewegungen der Merozoiten erfolgen in derselben Weise wie die der Sporozoiten,

und es scheinen auch bei allen drei Coccidienformen des Lithobius keine Abweichungen von den hier geschilderten Arten der Bewegung vorzukommen.

Es erübrigt nun noch, das Eindringen der Sichelkeime in die Epithelzellen zu beschreiben. Man kann dasselbe sehr leicht am lebenden Objekt beobachten und findet auch in Präparaten nicht selten die verschiedenen Stadien des Eindringens wieder. Fig. 1*h*—1*l* zeigen vier Phasen der Einbohrung eines Sichelkeims nach dem Leben. Bei dem Eindringen werden alle drei hier geschilderte Bewegungsarten kombiniert. Der Keim rückt mit Hilfe seines Gallertstiels an die Epithelzellen heran (Fig. 1*h*) und drückt die feine hyaline Spitze in das Plasma derselben hinein. Die Öffnung wird nun mit Hilfe der metabolischen Bewegung erweitert (Fig. 1*i*); das Plasma strömt nach vorn, und hierbei schwillt die Spitze, die schon in der Epithelzelle liegt, zu einem Knopf an, der immer dicker wird, bis schließlich der ganze Keim hineingeflossen ist. Die Knickbewegungen des Hinterendes, besonders die plötzliche Streckung, erleichtern das Hineinzwängen, indem die Öffnung in die Epithellzelle durch diese ruckartige seitliche Bewegung erweitert wird. Der ganze Vorgang dauert nur etwa 5—10 Minuten. Wenn der Keim erst die oberflächliche Schicht der Zelle durchbrochen hat, bewegt er sich im Innern derselben recht lebhaft, und es dauert oft recht lange, bis er sich erst den richtigen Platz erwählt hat und zur Ruhe kommt; meist geschieht dies in der Nähe des Kerns. Öfter habe ich aber auch beobachtet, daß ein Keim erst durch mehrere (4—5) Epithelzellen hindurchwanderte, bis er endlich in einer zu Ruhe kam. Die Gründe dafür, daß einzelne Epithelzellen bevorzugt, andere verschmäht werden, habe ich nicht ausfindig machen können.

1—2 Stunden nach dem Eindringen in die Epithelzelle behält der Keim noch seine sichelförmige Gestalt bei, dann streckt er sich allmählich, kontrahiert sich und nimmt ovale Gestalt an, in vielen Fällen werden aber nur seine beiden spitzen Enden abgerundet, und dann behält er noch lange bohnen- oder nierenartige Form (cf. Fig. 3—5, 17).

3. Das Heranwachsen der Sporozoiten zu Schizonten.

Die in die Epithelzellen eingedrungenen Sporozoiten wachsen nun auf Kosten ihrer Wirtszellen heran. Die Veränderungen, welche die letzteren hierbei erleiden, sind schon bei anderen Coccidien gut geschildert worden. Sie bestehen hauptsächlich in einer Hypertrophie und darauf folgender fettiger Entartung. Die Epithelzelle sammelt große Fettropfen in ihrem Plasma an, die beim weiteren Wachstum des Parasiten wieder verschwinden. Man kann wohl annehmen, daß sie von letzterem resorbiert werden; indessen läßt sich in der Coccidie selbst niemals Fett nachweisen, es muß also vorher umgewandelt werden[1]. Wenn die Coccidie ihre volle Größe erreicht hat, ist auch die Epithelzelle gewöhnlich aufgebraucht. Ihr Rest, in dem nur noch der Kern deutlich erkennbar ist, umgibt als dünne Hülle den Parasiten.

Das Wachstum der Schizonten kann man am lebenden Objekt nicht kontinuierlich verfolgen, und man ist auf die Kombination der Stadien angewiesen; es ist, nach den künstlichen Infektionsversuchen zu urteilen, in 24 Stunden vollendet. Hierbei nehmen die Sporozoiten zuerst ovale, dann kuglige Gestalt an (Fig. 2—6). Die Kugelgestalt der ausgebildeten Schizonten ist für unsere Art charakteristisch und unterscheidet sie leicht von Coccidium lacazei, deren Schizonten ebenso wie die von Adelea stets oval sind.

---

[1]) Bei Jugendstadien von Benedenia sollen sich nach Siedlecki [98c] doch fettartige Tröpfchen im Plasma finden.

Bei dem schnellen Heranwachsen der Sporozoiten werden im Innern des Plasmas keine Reservestoffe aufgespeichert, sondern dasselbe bleibt sehr rein und zeigt besonders klar seine feinere Struktur. Es ist prachtvoll deutlich alveolär gebaut, und man kann auf der Oberfläche und um den Zellkern die schönsten, regelmäßigsten Alveolarsäume beobachten, im Leben fast genau so gut (Fig. 23) wie im Präparat (Fig. 6). Durch das schnelle Wachstum ist es wohl bedingt, daß wenig festere Substanz und viel dünne Flüssigkeit beim Aufbau des Körpers verwendet wird. Das Plasma zeigt ein sehr lockeres Gefüge, die Alveolenräume, die mit ganz heller Flüssigkeit gefüllt sind, besitzen eine bedeutendere Größe als bei den Sporozoiten ($1^1/_2$—$2^1/_2\ \mu$), und die Wände der Alveolen sind nur sehr dünn. Infolge dieses Flüssigkeitsreichtums machen die Schizonten einen blasigen Eindruck und ist ihr Lichtbrechungsvermögen sehr gering.

Die Oberfläche der Schizonten wird nicht von einer besonders differenzierten Plasmaschicht gebildet, noch viel weniger aber von einer Hülle bedeckt. Die Zelle ist nackt, wie ich in Übereinstimmung mit Simond und Siedlecki betonen muß. Es ist daher verkehrt, von ihr als einer „cyste eimerien“ zu sprechen, wie es Léger noch in seinen neuesten Arbeiten tut [98a].

Ähnlich wie das Plasma, wächst auch der Kern durch reichliche Flüssigkeitsaufnahme, doch macht sich in demselben noch eine andere wichtige Veränderung bemerkbar, nämlich die Bildung eines großen soliden Binnenkörpers, den ich nach Labbé und in Übereinstimmung mit Siedlecki [98c, 99) mit dem besonderen Namen „Karyosom“ belegen möchte, weil er im Leben der Coccidien eine andere Rolle spielt als die Nucleolen genannten Gebilde der Metazoenzellen.

Fig. 25—29 zeigen einige Stadien des Wachstums des Zellkerns und der Bildung des Karyosoms. In Fig. 24 ist das Chromatin noch gleichmäßig durch den ganzen Kernraum verteilt. Beim Wachstum des Kerns rücken nun die meisten größeren Chromatinbrocken nach dem Zentrum dichter zusammen, während in den peripheren Linienmaschen nur kleine Brocken verbleiben (Fig. 25). Gleichzeitig tritt im Zentrum zwischen den großen Chromatinkörnern eine diffuse, schwach lichtbrechende und mit Hämatoxylin wenig färbbare Substanz auf, welche die großen Chromatinbrocken miteinander verbindet (Fig. 25) und immer mehr zusammenklebt (Fig. 26). Diese verbindende Substanz zeigt die Eigentümlichkeit, daß ihr Lichtbrechungsvermögen durch Osmiumsäure sehr erhöht wird. Bei Doppelfärbung mit Methylgrün-Eosin (nach Rhumbler) wird sie blaßgrün gefärbt, während das Chromatin blaßrosa erscheint. In Biondi-Heidenhains Dreifarbengemisch nimmt sie einen schmutzig blaugrünen Farbenton an. Bei Eisenhämatoxylin-Behandlung (Heidenhain) erhält sie stahlgraue Farbe (etwa Bleifederton). Ich glaube, daß sie dem Plastin nahe steht, welches R. Hertwig [98] als Bestandteil des Binnenkörpers im Actinosphaerium-Kern genauer untersucht hat. Fig. 27 und 28 zeigen nun, wie diese Substanz mit den eingelagerten Chromatinbrocken sich zu einem soliden kugligen Körper ausbildet. In Fig. 27 sind noch einzelne Chromatinkörper erkennbar, in Fig. 28 sind sie bereits zu einer homogenen Masse verschmolzen, und das Karyosom ist fertig. Bei seiner Größenzunahme (Fig. 28 und 29) treten im Innern kleine, helle Vacuolen in wechselnder Zahl auf, woraus man vielleicht schließen könnte, daß auch das Karyosom durch Aufnahme von Flüssigkeit (Kernsaft?) wächst.

Das übrige Kerngerüst behält bei seiner weiteren Ausdehnung seinen feinmaschigen Charakter bei; ebenso bleiben die sich vermehrenden Chromatinkörnchen winzig klein, so daß bei schwacher Vergrößerung als einziger gefärbter Körper das Karyosom ins Auge springt. Eine distinkte Kernmembran ist auch beim ausgewachsenen Kern nicht wahrzunehmen (Fig. 29). Die Kerngrenze wird nur durch eine Verdichtung des Kerngerüstes gebildet.

Um das Karyosom, das nicht immer regulär in der Mitte des Kerns liegt, sondern häufig etwas verschoben wird (Fig. 6), sind die Maschen des Kerngerüstes zu einem Alveolarsaum angeordnet.

Die Bildung des Karyosoms aus zwei Substanzen, dem Plastin und Chromatin, ist bisher bei Coccidien noch nicht verfolgt, doch zeigt bei manchen Formen noch das ausgebildete Karyosom diese Zusammensetzung deutlich, besonders bei Klossia, worüber Siedlecki [98] genauere Angaben gemacht hat. Hier bildet das Basichromatin den peripheren Teil, während die plastinähnliche Substanz (Oxychromatin Labbés) das Zentrum des Karyosoms einnimmt. Jedenfalls unterscheidet sich das Karyosom der Coccidien von den echten Nucleolen der Metazoenzellen scharf durch seinen Chromatingehalt. Über seine physiologische Bedeutung vermag ich nichts Sicheres auszusagen.

4. Die Schizogonie.

Während bei Adelea und bei Coccidium lacazei die Kernteilung, welche die Schizogonie vorbereitet, eine multiple ist — das Karyosom vermehrt sich im Kern, dann löst sich der ganze Kern auf, seine Bestandteile wandern an die Peripherie und vereinigen sich hier zu den Tochterkernen (cf. Schaudinn und Siedlecki, 97, und Siedlecki, 99) — findet bei Coccidium schubergi die Kernvermehrung in ganz anderer Weise statt. Lange Zeit habe ich dieselbe nicht ermitteln können, ich bemühte mich, alle möglichen Stadien zu kombinieren, aber merkte bald meinen Irrtum. Ich erwartete natürlich, nach Analogie mit den beiden anderen Coccidien, auch hier Stadien einer multiplen Kernvermehrung zu finden und beachtete anfangs die hier ganz abweichenden Stadien zu wenig oder verlegte sie in eine andere Entwicklungsperiode des Tieres. Erst die Reininfektionen brachten die Lösung des Rätsels; hier hatte ich in den ersten Tagen nur Stadien der Schizogonie und mußte mich nun von der meiner bisherigen Auffassung anfangs widerstrebenden Tatsache überzeugen, daß bei sonst in vielen Punkten sehr übereinstimmenden Formen, wie es die beiden im Lithobius lebenden Angehörigen der Gattung Coccidium doch sind, also bei zweifellos nahe verwandten Formen, die gleichen Endstadien eines Entwicklungsprozesses auf sehr verschiedenen Wegen erreicht werden. Die Mannigfaltigkeit der Kernteilungsmodi, die wir bei unseren vorläufig noch ganz geringen Kenntnissen der Protozoen schon bisher konstatieren konnten (allein schon bei der Entwicklung unseres Coccidium lassen sich beispielsweise drei recht verschiedene Arten der Kernvermehrung beobachten), steht in direktem Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Metazoen, wo wir fast alle Kernteilungen auf das Schema der Mitose zurückführen können, und es ist daher vor Verallgemeinerungen und Schematisierungen bei den Protozoen auf das nachdrücklichste zu warnen. Ich habe die Überzeugung, daß sich hier alle denkbaren Modifikationen der direkten, indirekten und multiplen Kernvermehrung verwirklicht finden und daß wir dereinst bei den Protozoen eine Phylogenie der Kernteilung werden konstruieren können, doch vorläufig sind wir noch weit davon entfernt, weil jedes Protozoon die größten Überraschungen bringen kann, wie hier wieder die beiden nahe verwandten Coccidien beweisen.

Was nun die Kernteilung der Schizonten von Coccidium schubergi betrifft, so ist mir zunächst aufgefallen, daß bei der enormen Fülle von Stadien der Schizogonie in den ersten Tagen nach der Infektion nur verhältnismäßig wenige Schizonten im Zustand der Kernvermehrung angetroffen werden. Man findet sie entweder einkernig oder vielkernig, aber die Zwischenstadien nur selten, woraus man schließen darf, daß die Kernvermehrung recht schnell vor sich geht. Leider war es mir auch nicht möglich, dieselbe am lebenden Objekt zu verfolgen,

trotz vieler hierauf verwendeter Mühe, doch sind im gefärbten Präparat die Kernteilungsstadien so charakteristisch und leicht zu erkennen, daß bei ihrer Kombination wohl kaum ein Irrtum möglich ist.

Die Kernvermehrung erfolgt durch Zweiteilung. Die erste Veränderung des Schizontenkerns, welche anzeigt, daß derselbe sich zur Teilung anschickt, besteht in einer Vermehrung und Verdichtung des Chromatins. Die kleinen Chromatinkörnchen scheinen sich zu größeren, unregelmäßigen Brocken und diese dann wieder zu unregelmäßig gekrümmten Fäden zusammenzulegen. Es schien mir, als ob das Volumen des Kerns hierbei etwas abnehme (vgl. Fig. 29 und 30). Gleichzeitig streckt sich das zentral gelegene Karyosom in die Länge und schnürt sich in der Mitte ein, so daß es hantelförmige Gestalt annimmt (Fig. 30). Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 31. Der Kern hat sich in die Länge gestreckt, das Karyosom ist in zwei Teile geteilt, die noch durch einen dünnen Verbindungsfaden vereinigt sind. Das Chromatin ist in zwei Partien gesondert, welche die Pole des Kerns einnehmen und eine undeutliche Anordnung der unregelmäßigen Chromatinfäden in parallele Längsreihen erkennen lassen. Diese halbkugligen Chromatinkalotten sitzen wie Kappen den beiden Karyosomhälften auf. Der Kern setzt sich mit einer scharfen Linie gegen das Plasma ab, so daß man wohl von einer Kernmembran sprechen kann (Fig. 7 u. 31). Zwischen Fig. 30 und 31 habe ich keine weiteren Übergänge finden können, obwohl ich diese beiden Stadien recht häufig beobachten konnte. Als Übergang wären vielleicht Stadien aufzufassen, bei denen das Chromatin, bei sonst gleicher Konfiguration wie in Fig. 31, noch weniger regelmäßig angeordnet ist und ein lockeres Gefüge darstellt, etwa so wie in Fig. 30. Eine äquatoriale Anordnung des Chromatins wie bei anderen Protozoen (Euglena, Paramoeba usw.) um die Mitte der Karyosomhantel findet jedenfalls nicht statt, sondern das Chromatin wird nur durch eine im Äquator entstehende Lücke in zwei polare Partien geschieden. Von Spindelfasern und Poldifferenzierungen ist keine Spur wahrzunehmen. In Fig. 32 hat sich der Kern noch mehr in die Länge gestreckt und bereits Sanduhrform angenommen. Der Verbindungsfaden der Tochterkaryosome ist noch zu erkennen. Die Chromatinmassen haben ihre fädige Anordnung verloren und stellen eine ganz unregelmäßig zusammengebackene Masse dar, in der hier und da hellere Lücken zu erkennen sind. Etwas Neues ist aber hinzugekommen. In der Mitte zwischen den beiden Kernhälften ist eine dunkler färbbare Stelle zu bemerken. Sie erscheint als eine Verdickung des Verbindungsfadens der Karyosomhälften und besitzt Ähnlichkeit mit dem sog. „Zwischenkörper“ Flemmings und Kostaneckis. Auch bei Adelea und Klossia hat Siedlecki [98, 99] ein solches Körperchen beobachtet.

In Fig. 33 hat sich dieses Körperchen in zwei Hälften geteilt, die durch einen gefärbten Faden in Verbindung stehen, während der zu den beiden Karyosomen führende Faden verschwunden ist. Bei der weiteren Entfernung der beiden Tochterkerne reißt diese Verbindungsbrücke schließlich auch durch (Fig. 35). Die kleinen Körper sind noch lange in der Membran der Tochterkerne wahrzunehmen (Fig. 36).

Das Chromatin wird zwar etwas aufgelockert (Fig. 34—36). Doch treten die Kerne nicht in das Ruhestadium ein, sondern die zweite Teilung schließt sich gleich an; hierbei wird wieder das Karyosom geteilt, das Chromatin läßt nun aber nichts mehr von streifiger Anordnung erkennen, sondern es behält diese unregelmäßige klumpige und kompakte Beschaffenheit bei (Fig. 8, 9). Bei den weiteren Kernteilungen, die in derselben Weise erfolgen, werden natürlich die Kerne immer kleiner und rücken allmählich an die Oberfläche der Zelle, wo sie sich nach beendeter Vermehrung in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen anordnen. Ihre Zahl ist sehr wechselnd; bei ihrer Kleinheit kann man nur wenig über ihren feineren Bau ermitteln.

Man bemerkt in einem hellen Hofe eine Anzahl unregelmäßiger Chromatinbrocken. Das winzige Karyosom wird von letzteren verdeckt, ist aber bei Anwendung von Osmiumsäure und Pikrokarmin leicht nachzuweisen.

Bei der hier geschilderten Kernteilung spielt das Karyosom eine ähnliche Rolle wie der Binnenkörper, das sog. „Nucleolo-Centrosom" bei Amoeba crystalligera (Schaudinn) und Euglena (Blochmann, Keuten). Die Beziehungen zur indirekten Kernteilung sind nur sehr gering; die Andeutung der fädigen Umordnung des Chromatins bei der ersten Teilung, die aber bei den späteren ganz verwischt wird, wäre vielleicht als ein leiser Anklang an die Mitose aufzufassen. Das Fehlen jeder polaren Differenzierung und des Spindelapparats stellt dieselbe aber doch in die Kategorie der direkten Kernteilungen. Labbé findet zwar auch bei Coccidien schon typische Mitosen, mit den schönsten Spindelfasern und Centrosomen (auch abgebildet), und sogar in das Lehrbuch von Delage und Hérouard sind diese „Tatsachen" aufgenommen. Ich schließe mich aber der Auffassung Siedleckis [99] an, welcher von denselben sehr richtig bemerkt: „Les schémas de la structure de ces êtres (der Coccidien) sont très éloignés de la réalité."

Nachdem die Kerne sich auf der Oberfläche des Schizonten mehr oder weniger gleichmäßig verteilt haben, tritt im Innern des Körpers eine Veränderung ein. Das Protoplasma wird hier dichter, die Vacuolen kleiner, es macht den Eindruck, als ob viel Flüssigkeit an das periphere Plasma abgegeben würde. Für diese Auffassung spricht die Tatsache, daß die oberflächlichen Partien des Plasmas die entgegengesetzte Veränderung erleiden, indem hier die Alveolen größer werden (Fig. 9). Beobachtet man nun derartige Stadien im Leben längere Zeit, so bemerkt man, wie ganz allmählich sich um die Zellkerne helle Höfe ansammeln, die immer größer werden und sich schließlich als helle, blasige Buckel über die Oberfläche der Zelle hervorwölben. An gefärbten Präparaten bemerkt man, daß diese Buckel von sehr grob alveolärem Protoplasma gebildet werden, also reich an Flüssigkeit sind. Das ganze periphere Plasma, das, wie wir auf dem vorigen Stadium (Fig. 9) sahen, diesen blasigen Charakter zeigt, wird aber zum Aufbau dieser Buckel verwendet, so daß zwischen denselben das feiner vacuolisierte, dichtere zentrale Plasma zutage tritt (Fig. 10). Diese Hervorwölbungen stellen die ersten Anlagen der Merozoiten dar. Sie erheben sich immer mehr über die Oberfläche (Fig. 11), ziehen hierbei die Zellkerne mit in die Höhe und verwenden auch noch einen Teil des dichteren zentralen Plasmas zu ihrem Aufbau (Fig. 12 u. 12*a*). Hierbei nehmen sie keulenförmige Gestalt an, indem sie sich zentralwärts verjüngen (Fig. 12). War die Verteilung der Kerne sehr gleichmäßig, so stehen diese keulenförmigen Fortsätze radiär nach allen Seiten auf der Oberfläche des kugligen zentralen Plasmaklumpens, den Blättern einer Sonnenblume vergleichbar (Fig. 13); lagen sie nur auf einer Seite, so sitzen auch die Merozoiten nur einreihig der Kugel auf (Fig. 12). Man findet hier die mannigfaltigsten Formen und Übergänge zwischen denselben. Während der Abschnürung der Merozoiten fällt der Schizont gewöhnlich aus der Epithelzelle heraus in das Darmlumen, häufig geschieht dies aber auch schon auf früheren Stadien (z. B. während der Kernteilung). Sitzt der Schizont tief im Epithel, so macht er die ganze Schizogonie innerhalb desselben durch, erst die Merozoiten wandern aus.

Die Stiele, mit denen die Merozoiten der zentralen Plasmakugel aufsitzen, werden allmählich dünner, bald fangen die Keime nun auch an, Knickbewegungen auszuführen (in derselben Weise, wie es bei den Sporozoiten geschildert wurde), mit deren Hilfe sie sich dann loslösen und überall im Darm zerstreuen. Die zentrale Kugel bleibt als Restkörper zurück und geht allmählich zugrunde (Fig. 14). Die Bewegungen der Merozoiten sind dieselben wie die der Sporozoiten, wie bereits früher erwähnt wurde; sie dringen auch in derselben Weise

in die Epithelzellen ein, um von neuem die Schizogonie durchzumachen und die Verbreitung der Parasiten über das ganze Darmepithel zu bewerkstelligen.

Die Merozoiten sind sehr leicht von den Sporozoiten zu unterscheiden, schon durch ihre gedrungenere Gestalt (sie sind mehr keulenförmig, die Sporozoiten sichelförmig) fallen sie auf (Fig. 14 u. 15). Durchgreifender sind aber die Unterschiede ihres inneren Baues. Die Merozoiten besitzen ein Karyosom, die Sporozoiten nicht; namentlich am lebenden Objekt kann man diesen Unterschied leicht wahrnehmen (bei Sublimatbehandlung und Färbung mit Hämatoxylin ist das Karyosom schwer von den größeren Chromatinkörnchen im Kern zu unterscheiden, leichter bei Osmiumsäure-Pikrokarmin, wobei häufig nur das Karyosom gefärbt erscheint). Besonders charakteristisch ist ferner der Bau des Plasmas. Während die Sporozoiten eine gleichartige Vacuolisierung zeigen, lassen die Merozoiten stets deutlich zwei scharf getrennte Zonen unterscheiden; die vor dem Kern gelegene Hälfte, die, wie wir gesehen haben, aus dem peripheren, grob alveolären Plasma der Schizonten gebildet wurde (Fig. 12*a*), behält diesen Charakter ebenso bei, wie die aus dem inneren Plasma hervorgegangene hintere Hälfte ihr dichteres Gefüge. Der Kern bildet die Grenze zwischen diesen beiden Zonen (Fig. 15). Erst nachdem der Merozoit in eine Epithelzelle eingedrungen ist, verwischt sich allmählich bei seinem Wachstum der Unterschied (Fig. 16). Wenn er sich zu einem Schizonten entwickelt und schnell heranwächst, wobei, wie erwähnt, festeres Plasma und viel Flüssigkeit zum Aufbau des Körpers verwendet wird, nimmt die hinter dem Kern gelegene Hälfte durch Aufnahme von Flüssigkeit die grob vacuoläre Struktur der vorderen an (Fig. 16 u. 17). Die Schizogonie erfolgt dann in derselben Weise wie bei den aus den Sporozoiten hervorgegangenen Schizonten. Während aber die letzteren erst, nachdem sie vollständig herangewachsen waren, zur Vermehrung schritten, vermögen die aus Merozoiten hervorgegangenen Schizonten in allen Wachstumsstadien Keime zu bilden. Dieser Unterschied ist vielleicht dadurch bedingt, daß die Sporozoiten anfangs kein Karyosom besitzen, vielmehr dasselbe erst während ihres Wachstums bilden. Nehmen wir an, daß dieses Gebilde als Kernteilungsorgan (ähnlich wie das Nucleolo-Centrosoma bei anderen Protozoen) funktioniert, so ist es erklärlich, daß sich diese Formen nicht früher vermehren, weil ihr Kern nicht die Fähigkeit besitzt, sich zu teilen. Die Merozoiten hingegen besitzen ein Karyosom, und so sehen wir in der Tat, daß sie schon sehr frühe zur Kernteilung schreiten können, wie Fig. 17 es zeigt. Dieses Stadium kommt durch seine Größe und Gestalt noch dem Merozoitenstadium nahe. Fig. 18 und 19 zeigen ähnliche Jugendstadien in Kernvermehrung. Die geringste Zahl von Merozoiten, die solche kleinen Schizonten produzieren können, beträgt vier, weniger habe ich nie beobachtet. Eine Vermehrung der Merozoiten oder Schizonten durch Zweiteilung, wie es Labbé annimmt, kommt nicht vor. Auch bei diesen winzigen Stadien bleibt ein kleiner Restkörper zurück; die hierbei entstandenen Merozoiten selbst sind auch viel kleiner (5—6 μ) als die von großen Schizonten gebildeten. Doch da, wie erwähnt, die Schizogonie in allen Wachstumsperioden stattfinden kann, lassen sich in bezug auf die Größe und Zahl der Merozoiten alle Übergänge beobachten. Fig. 21 zeigt ein solches Mittelstadium, es verdankt seine Entstehung einem halb erwachsenen Schizonten.

Durch diese Fähigkeit der Merozoiten, sich schon im jugendlichen Zustand zu vermehren, wird eine schnellere Erhöhung der Individuenzahl erreicht und damit für die Überschwemmung des ganzen Darmkanals des Wirtstieres in der vorteilhaftesten Weise gesorgt. In der Tat findet man nach der Verfütterung von wenigen Cysten schon in kurzer Zeit viele Hunderte von Parasiten über das ganze Epithel des Darmkanals verbreitet.

5. Die Bildung der Mikrogameten.

Nachdem sich die Merozoiten vom Restkörper gelöst haben, wandern dieselben, wie früher ausführlich geschildert, in die Darmepithelzellen ein. In diesem jüngsten Stadium sehen sie alle gleich aus, und auch beim Heranwachsen machen sich in den ersten Tagen nach der Infektion keine Unterschiede bei ihnen bemerkbar; sie werden eben alle zu Schizonten. Erst nach fünf Tagen, nachdem also mehrere Generationen von Schizonten aufeinander gefolgt sind, beginnt die Differenzierung der Geschlechtszellen. Es treten nun beim Wachstum der Merozoiten feine Unterschiede auf, welche erkennen lassen, ob das betreffende Individuum sich zu einer weiblichen Geschlechtszelle oder zu einem Mikrogametoblasten, d. h. zu einer Zelle, die Mikrogameten bildet, entwickeln wird.

Schon im lebenden Objekt kann man vom 5. Tage ab unter den jungen intrazellulären Stadien, die ihrer Größe nach erst seit kurzer Zeit ihre freie Beweglichkeit verloren haben können, drei Sorten unterscheiden: die einen enthalten in ihrem Protoplasma nur sehr wenige größere körnige Einschlüsse und erscheinen grob vacuolisiert, die zweiten stimmen mit den ersten in dem geringen Besitz von körnigen Reservestoffen überein, zeigen aber eine sehr feine und gleichmäßige Granulierung, die sich bei sehr starker Vergrößerung in das Bild eines sehr regelmäßigen, überaus feinen Netzwerks auflöst, welches ich als den optischen Ausdruck eines Alveolensystems im Sinne Bütschlis deute. Die dritte Art endlich enthält zahlreiche große, stark lichtbrechende Körner. Die letzteren werden zu den Makrogameten, von denen später die Rede sein soll, die ersten sind junge Schizonten, deren Weiterentwicklung schon früher beschrieben ist (cf. S. 232). Die zweite Sorte entwickelt sich, wie hier nachgewiesen werden soll, zu den Mutterzellen der Mikrogameten, den Mikrogametoblasten.

Wir haben früher gesehen, daß das Protoplasma der Merozoiten gleich nach ihrer Entstehung deutlich zwei Zonen unterscheiden läßt; während die hinter dem Kern gelegene Hälfte sehr fein vacuolisiert und reich an kleinen Körnchen ist, zeigt die vor dem Kern befindliche Hälfte ein grobes Vacuolensystem und ist reich an Flüssigkeit. Sobald der Merozoit, der während seiner Wanderung die Gestalt eines Apfelkernes oder einer schwach gekrümmten Sichel besitzt, in eine Darmepithelzelle eingedrungen ist und sich daselbst zur Ruhe gesetzt hat, nimmt er bald, oft schon in der Zeit einer halben Stunde, die Gestalt eines kurzen Rotationsellipsoids an. Beim weiteren Wachstum verwischt sich bald der Unterschied, welchen das Protoplasma in der vorderen und hinteren Hälfte des Merozoiten zeigte. Während aber bei der Schizontenentwicklung das ganze Protoplasma den grob vacuolären Charakter der vorderen Merozoitenhälfte annimmt, findet sich bei den Mutterzellen der Mikrogameten das Gegenstück hierzu, indem das ganze Protoplasma allmählich fein vacuolisiert wird und den feinkörnigen Habitus der hinteren Merozoitenhälfte annimmt. Bei schwacher Vergrößerung erscheinen diese ovalen Zellen hyalin und durchsichtig, weil sie nur schwaches Lichtbrechungsvermögen besitzen; bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man eine zarte, gleichmäßige Granulierung (Fig. 38), die sich, wie oben erwähnt, bei Anwendung stärkster Systeme als Netzwerk auflöst (Fig. 40), der optische Ausdruck eines Alveolensystems. Hierbei sind die Wände der Alveolen viel dicker als bei den Schizonten und lassen meist recht deutlich die Einlagerung feinster Körnchen erkennen. Dieses Bild des Protoplasmas zeigt die Zelle auch nach der Konservierung in gefärbten Präparaten. Daß die feinen Granula irgendeine besondere Affinität zu einem Farbstoff aufweisen, habe ich nicht bemerkt, sie waren stets ebenso wie das übrige Protoplasma gefärbt, auch ist ihr Lichtbrechungsvermögen nur wenig stärker. Diese feinkörnige, gleichmäßig dicht

vacuoläre Struktur behält das Protoplasma beim weiteren Wachstum der Zelle bei. Fig. 40 zeigt eine Zelle, welche schon anfängt sich kuglig abzurunden, und Fig. 41 eine ganz erwachsene, welche die volle Größe des ausgebildeten Coccidium erreicht hat und vollkommene Kugelgestalt aufweist. Gegenüber den jüngeren Stadien fällt in bezug auf die Plasmastruktur nur auf, daß die Alveolen auf der Oberfläche der Zelle etwas größer geworden sind als im Innern, was ein konstantes Merkmal dieser ausgewachsenen Zellen bildet. Die Vacuolen sind an der Oberfläche und um den Kern herum regelmäßig radiär angeordnet und bilden schöne Alveolarsäume.

Die Veränderungen, welche der Kern des Merozoiten beim Heranwachsen zu einer Mikrogameten-Mutterzelle durchmacht, sind ganz dieselben wie bei der Schizontenentwicklung; ein Blick auf die Fig. 6 und 41 zeigt, daß auch die Kerne der ausgebildeten Stadien dieselbe feinere Struktur aufweisen.

Die Kernveränderungen, welche nun beginnen und schließlich zur Entstehung der Mikrogameten führen, lassen sich in ihren gröberen Zügen schon am lebenden Objekt verfolgen. Bereits früher wurde erwähnt, daß man am lebenden Zellkern recht deutlich das große, stark lichtbrechende Karyosom erkennt, das von einer blassen, gegen das Protoplasma scharf begrenzten Zone konzentrisch umgeben ist, in welcher man bei günstiger Beleuchtung und richtiger Abblendung mit starken Vergrößerungen ein feines Netzwerk erkennt, in dessen Knotenpunkten kleine Körnchen eingelagert sind, also dasselbe Bild, das man, wenn auch wesentlich deutlicher, an gefärbten Präparaten wiederfindet. Wenn man nun verschiedene der oben charakterisierten ausgewachsenen Mikrogametoblasten vergleicht, so bemerkt man, daß bei manchen das Karyosom sehr viel blasser erscheint, als bei anderen. Betrachtet man nun eine Zelle mit merklich blasserem Karyosom längere Zeit, so sieht man, daß dieses Gebilde allmählich so blaß wird, daß sein Lichtbrechungsvermögen sich kaum noch von dem des umgebenden Kerninhalts unterscheidet. Mit diesem Undeutlichwerden des Karyosoms werden aber die Körnchen im Kernraum allmählich größer und deutlicher, und auch ihre Zahl wird bedeutend vermehrt. Nachdem dieser Vorgang ungefähr $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde angedauert hat, verliert der Kern allmählich seine scharfe Begrenzung gegen das Protoplasma, und es ist dann bald von einem differenzierten Kern nichts mehr in der Zelle zu entdecken. Erst ungefähr nach $^1/_4$ Stunde sieht man an der Oberfläche der Zelle kleine, zunächst sehr blasse, allmählich aber immer stärker das Licht brechende Körnchen auftreten, die innerhalb $^1/_2$ Stunde an Zahl bedeutend zunehmen, sich in kleinen Gruppen vereinigen, die sich immer weiter ausdehnen und schließlich zwischen den großen Alveolen des Plasmas lange, mäandrisch gewundene Körnchenreihen darstellen. In diesem Stadium verharrt die Zelle längere Zeit. Seit dem Blasserwerden des Karyosoms sind ungefähr 2 Stunden vergangen; da im Präparat die Zellen nicht viel länger lebensfrisch bleiben, ist es zweckmäßig, die Beobachtung bei diesem Stadium abzubrechen. Um sie in einem frischen Präparat wieder aufzunehmen, ist gerade dieses Stadium mit seiner auffallenden, leicht erkennbaren Struktur besonders günstig. Man bemerkt nun, daß die mäandrisch gewundenen Körnchenreihen anfangen, sich an einzelnen Stellen dichter zusammenzuknäueln. Diese Lokalisierung der Fäden an einzelnen Stellen schreitet allmählich weiter fort, bis schließlich eine Anzahl scharf voneinander gesonderter Fadenknäuel entstanden ist, die durch breite Protoplasmabrücken geschieden sind. Diese Komplexe sind anfangs nicht alle gleich groß, doch teilen sich die größeren dadurch, daß sie sich in die Länge strecken und einfach durchschnüren, in kleinere Partien, bis schließlich alle ungefähr die gleiche Größe besitzen. Bei dieser Zusammengruppierung der Fäden werden dieselben dicker und kürzer, was wohl durch Kontraktion zu

erklären ist. Hierbei werden sie auch viel deutlicher und nimmt ihr Lichtbrechungsvermögen zu. Die Zusammenziehung der Fadenknäuel schreitet immer weiter fort; indem sich die Fäden dichter aneinander legen und miteinander verschmelzen, entstehen kleine, sternförmige Figuren, die sich dann schließlich abrunden und durch weitere Verdichtung sich in glatt konturierte, stark lichtbrechende Kugeln verwandeln, welche die ganze Oberfläche der Zelle in gleichmäßigen Abständen bedecken. Hiermit ist die Kernvermehrung als vollendet zu betrachten. Der ganze Prozeß hat ungefähr 6 Stunden in Anspruch genommen.

Nach dieser kontinuierlichen Verfolgung der Kernvermehrung an der lebenden Zelle ist es nicht schwer, die Reihenfolge der Stadien auf gefärbten Präparaten richtig zu kombinieren. Naturgemäß sind die Bilder hier viel klarer und zeigen eine Menge Einzelheiten und feinere Strukturverhältnisse, die das lebende Objekt nicht erkennen läßt.

1. Stadium. Die Chromatinvermehrung im Kern.

Wenn man zahlreiche, in der gleichen Weise behandelte Zellen vergleicht, so kann man eine Reihe aufstellen, bei der die Färbbarkeit des Karyosoms abnimmt, während die Anhäufung des Chromatins außerhalb desselben in gleichem Grade zunimmt. Man wird zu der Vorstellung geführt, daß das Karyosom Chromatin abgibt, welches sich dann wieder in Gestalt kleiner Körnchen im Kernraum ansammelt. Während zu Beginn dieser Vorgänge das Karyosom tief dunkel gefärbt erschien (Fig. 41) und nur einige kleine, helle Vacuolen in seinem Innern enthielt, ist es am Ende viel heller, grob vacuolär, und nur in den Knotenpunkten des optischen Netzwerks finden sich noch größere Chromatinbrocken (Fig. 42). Das Netzwerk des Linins hingegen, das zu Anfang nur in den Knotenpunkten kleine gefärbte Körnchen zeigte, ist jetzt dicht mit größeren und kleineren Körnern und Stäbchen von chromatischer Substanz erfüllt. Die Konturen des Karyosoms bleiben hierbei immer glatt, und nichts deutet darauf hin, daß geförmtes Chromatin aus demselben heraustritt. Man kann sich aber vorstellen, daß die chromatische Substanz im Karyosom gelöst wird und in flüssiger Form dasselbe verläßt, um dann im Kernsaft wieder ausgeschieden zu werden. Wie dem auch sei, jedenfalls tritt bei diesen Wechselbeziehungen zwischen Karyosom und Chromatin klar zutage, daß an der Zusammensetzung des ersteren sich drei Substanzen beteiligen, die wir schon bei Besprechung der Entstehung dieses Kernteils genauer charakterisiert haben, der Kernsaft, welcher die Vacuolen erfüllt, das Chromatin und die plastinähnliche Grundsubstanz, in die das letztere eingelagert ist.

Die Kernmembran besteht, wie wir früher gesehen haben, hauptsächlich aus chromatischer Substanz, deren Körnchen hier besonders dicht gelagert sind, was vielleicht dadurch bedingt ist, daß an der Kerngrenze das Linin sich verdichtet hat und das in demselben suspendierte Chromatin nahe zusammen gerückt ist. Bei der Chromatinvermehrung im Kerninnern lockert sich nun diese dichtere Grenzschicht, das Chromatin derselben wird vielleicht gelöst, kurz, die scharfe Begrenzung des Kerns verschwindet allmählich, und der Kern verliert seinen kreisförmigen Umriß. Wir gelangen zum

2. Stadium. Die Verteilung des Chromatins im Plasma.

Am lebenden Objekt konnten wir diesen Vorgang nicht direkt verfolgen, das Chromatin wurde erst wieder am Ende des Prozesses auf der Oberfläche der Zelle bemerkbar. Auf den Präparaten findet man aber so viele Zwischenstadien, daß man eine genaue Vorstellung von der Chromatinwanderung erhält. Zunächst findet man Stadien, wo der Kern nach Auflösung der Kernmembran eben anfängt unregelmäßige Gestalt anzunehmen; er sendet von seiner Oberfläche feine Fortsätze in das Plasma aus, dieselben haben in Fig. 42 schon bedeutende Länge erreicht, es sind die Bahnen, auf welchen die Chromatinkörnchen auswandern und sich allmählich im

ganzen Protoplasma verteilen. Dieselben finden sich stets nur in den Wänden der Plasmaalveolen. Nachdem alle freien Chromatinpartikel den zentralen Teil der Zelle verlassen haben, befindet sich dort als einziger Überrest des Kerns nur noch das Karyosom (Fig. 43), welches inzwischen zwar blasser geworden ist, aber doch noch eine bedeutende Anzahl Chromatinkörnchen enthält. Dasselbe zerfällt später, und seine Bestandteile gehen schließlich zugrunde, es führt auf diese Weise eine Reduktion der Kernsubstanz des Mikrogametocyten herbei. Wie Fig. 43 zeigt, haben sich alle Chromatinkörper nach der Oberfläche der Zelle begeben und befinden sich schließlich sämtlich in der peripheren Alveolenanlage. Da die letztere aus größeren Vacuolen gebildet wird als das übrige Plasma, so sind die Chromatinkörnchen, die ja nur in den Wänden der Alveolen liegen, durch größere helle Räume getrennt, aber wegen der Verringerung der Alveolenwände auf engerem Raume zusammengedrängt (Fig. 43*a* u. *b*). Dies dürfte die Veranlassung zu der Anordnung in Reihen sein, die wir schon beim Studium der lebenden Zellen konstatieren konnten und welche in Fig. 44 dargestellt ist. Die kleinen Chromatinbrocken verschmelzen innerhalb der einzelnen Reihen miteinander und bilden auf diese Weise die verschieden langen, mäandrisch gewundenen Fäden, die Fig. 44 zeigt. Während in diesem Stadium das Chromatin noch recht gleichmäßig über die ganze Oberfläche der Zelle verteilt ist, findet man nun auch Zellen, wo die Fäden an einzelnen Stellen dichter gelagert sind, dieselben leiten zu dem nächsten Stadium über.

3. Stadium. Die Differenzierung der Tochterkerne.

Die nun folgenden Kernveränderungen, die Vereinigung der Chromatinfäden zu isolierten, dichteren Knäueln, waren schon am lebenden Objekt gut zu beobachten, so daß man am gefärbten Präparat nicht viel mehr sieht. Die aufeinander folgenden Fig. 44—46 sind ohne weitere Erklärung verständlich. Nur auf einige Veränderungen der Protoplasmastruktur muß ich aufmerksam machen, die in einer Reihe von Präparaten deutlicher zutage treten als beim lebenden Objekt und die mir mit den Kernveränderungen in ursächlichem Zusammenhang zu stehen scheinen. Während nämlich im vorigen Stadium das Plasma eine recht deutliche und regelmäßige Alveolarstruktur zeigte, wird jetzt diese Vacuolisierung unregelmäßiger, es treten mehr und mehr feinkörnige Partien auf, an einzelnen Stellen im Innern des Zellkörpers werden größere Vacuolen gebildet, an anderen werden sie unmeßbar klein. Auch in der oberflächlichen Lage großer Alveolen, welche in ihren Wänden die Chromatinfäden enthalten, finden solche Veränderungen statt, es scheinen hier kleinere Vacuolen miteinander zu größeren zu verschmelzen, andere ganz zu verschwinden und einer körnigen Struktur Platz zu machen. Man kann sich leicht vorstellen, daß diese Strukturveränderungen auch die Verlagerung der Chromatinfäden verursachen. Wenn z. B. an einer Stelle eine oder mehrere große Vacuolen, deren Wände von Chromatinfäden durchzogen sind, verschwinden, was nur durch Platzen oder Kollabieren geschehen kann, so werden an der betreffenden Stelle mit dem Zusammenfließen der Alveolenwandsubstanz auch die in ihr suspendierten Chromatinfäden zusammengeknäuelt und die benachbarten, die damit in Verbindung standen, nach der verdichteten Stelle zusammengezogen. Wenn nun diese Vorgänge sich an mehreren Stellen der Oberfläche gleichzeitig abspielen, kommt die mehr oder minder gleichmäßige Verteilung des Chromatins in getrennte Bezirke zustande. Dafür, daß diese Anlagen der Tochterkerne, wenn sie zu groß geraten sind, sich durch einfache Durchschnürung in zwei teilen, findet man auch in den gefärbten Präparaten häufig Belege (Fig. 45). Dieser wohl als direkte Kernteilung anzusprechende Vorgang findet sich nur, solange die Chromatinknäuel noch ein sehr lockeres Gefüge besitzen.

Die weitere Verschmelzung der Chromatinfäden zu einem kompakten Kerngerüst ergibt

sich aus einem Vergleich der Fig. 45 und 46. Sobald die kleinen Kerne aus der Knäuelform durch Verschmelzung des zentralen Chromatins in die Sternform übergehen, macht sich eine Zone ganz körnchenfreien, hyalinen Protoplasmas um die einzelnen Kerne bemerkbar, welche sich als ziemlich scharf begrenzter Kreis gegen das übrige Plasma abhebt. Das letztere erscheint jetzt am Ende der Kernteilung im Gegensatz zum Beginn derselben, wo es sehr gleichmäßig vacuolisiert war, fein granuliert, nur hier und da macht sich noch an der Oberfläche zwischen den Kernen eine größere Vacuole bemerkbar (Fig. 46). Mit der Abrundung der Kernkonturen sind wir zu dem Stadium gelangt, mit welchem wir die Beobachtung des lebenden Objekts schlossen. Die Kernteilung und Ausbildung der Tochterkerne ist hiermit beendigt.

Bei Adelea und Coccidium lacazei haben Siedlecki und ich [97] eine ähnliche Kernteilung bei der Bildung der Mikrogameten geschildert. Doch macht sich gegenüber diesen beiden Formen bei Coccidium schubergi ein sehr wesentlicher Unterschied bemerkbar. Wir haben gesehen, daß hier das Karyosom im Zentrum der Zelle zurückbleibt und an keinem Stadium der Kernteilung und Differenzierung der Tochterkerne beteiligt ist, vielmehr allmählich zugrunde geht. Bei Adelea und Coccidium lacazei hingegen geht der Kernvermehrung eine Vermehrung des Karyosoms durch Teilung und Knospung voraus und wandern bei der Kernvermehrung zunächst diese Tochterkaryosome an die Peripherie der Zelle, worauf ihnen erst das Chromatin folgt und sich um je ein sekundäres Karyosom, das hierbei augenscheinlich als eine Art von Attraktionszentrum wirkt, zu der Bildung der Tochterkerne vereinigt. Das Karyosom spielt also bei diesen Formen eine wichtige Rolle, und es ist überaus merkwürdig, daß bei einer im übrigen so ähnlichen Form, wie es Coccidium schubergi ist, in bezug auf das Karyosom ganz abweichende Verhältnisse vorliegen, indem es hier die Reduktion der Kernsubstanz durch sein Zugrundegehen bewirkt. Für die Unterscheidung der Stadien von Coccidium lacazei und schubergi sind diese groben Differenzen sehr günstig, denn das Vorhandensein oder Fehlen des Karyosoms ist leicht zu ermitteln (besonders bei Osmiumbehandlung), und es macht daher die Unterscheidung der beiden Arten in keinem Stadium der Mikrogametenbildung irgendwelche Schwierigkeiten, um so weniger, als noch bedeutende Unterschiede in der Größe und Zahl der Kerne hinzukommen[1]).

Die Ausbildung der Mikrogameten erfolgt nach der Abrundung der Kerne sehr schnell; sie ist in der Zeit einer halben Stunde vollendet. Die anfangs noch lockere Struktur der Kerne wird immer kompakter, so daß man bald gar keine Kernsaftlücken mehr wahrnimmt, sondern der ganze Kern scheint aus einem soliden Chromatinklumpen gebildet zu sein. Während dieser Kontraktion macht der Kern einige eigentümliche Gestaltsveränderungen durch. Zunächst flacht er sich scheibenförmig ab und streckt sich in die Länge, so daß er, von der Fläche gesehen, kommaförmige Gestalt besitzt (Fig. 47); dann krümmt sich aber die dünne Kernscheibe stark und erhebt sich buckelartig über die Oberfläche der Zelle. Auf Schnitten erkennt man dieses Verhalten besonders deutlich, wie Fig. 48*a* zeigt, die einen Querschnitt einer Mikrogametenanlage darstellt. Der Schnitt ist senkrecht zur Längsachse durch die Mitte des Kerns geführt. Man erkennt, daß die freien Ränder desselben, welche parallel der Längsachse verlaufen, stark nach unten gekrümmt sind und einen Plasmabuckel umgreifen. Bei der weiteren Entwicklung rollen sich diese Ränder immer mehr ein und schnüren auf diese Weise eine kleine, spindel-

---

[1]) Die Mikrogametocyten von Coccidium lacazei sind oval und beinahe doppelt so groß (50—60 μ), während die Zahl der viel kleineren Mikrogametenkerne bedeutend größer ist (cf. die Abbildung in unserer vorläufigen Mitteilung [94].

förmige oder ovale Plasmapartie ab, die bei der Betrachtung von oben als helle Vacuole im Kern erscheint. Auch beim fertigen Mikrogameten ist diese in das Innere des röhrenförmigen Kerns verlagerte Plasmapartie meist noch deutlich zu erkennen.

Während die Kerne sich buckelförmig erheben und in die Länge strecken, sammelt sich um dieselben hyalines Plasma an, das auf Fig. 47 und 48 als helle, scharf begrenzte Zone die einzelnen Kerne umgibt; schon jetzt beginnen diese Mikrogametenanlagen langsame Bewegungen auszuführen, indem sie sich träge hin und her krümmen. Aus dem hyalinen Plasma bilden sich nun die beiden Geißeln, und zwar erst die vordere. Man bemerkt auf der Oberfläche des Kerns zunächst nur eine ganz feine, stärker lichtbrechende Linie, die allmählich deutlicher wird und schließlich schlängelnde Bewegungen ausführt. Bald darauf tritt auch die hintere Geißel auf. Die Kerne sind inzwischen noch länger und schmäler geworden, die Bewegungen werden immer lebhafter, und schließlich reißen sich die Mikrogameten von der Oberfläche der Kugel los und schwärmen fort (Fig. 49). Nicht alle Mikrogameten verlassen gleichzeitig den Restkörper, weil einige gewöhnlich noch etwas in der Entwicklung zurückgeblieben sind (Fig. 49). Von besonderem Interesse ist es, daß die Entwicklung und das Losreißen beschleunigt wird, wenn ein reifer, befruchtungsfähiger Makrogamet sich ganz in der Nähe befindet. Da erhalten auch die noch nicht ausgebildeten, dickeren Mikrogameten schnell Geißeln und bewegen sich lebhafter, um sich loszumachen. Hierbei kommt es häufig vor, daß sie einen großen Plasmaklumpen mitreißen, der dann als Buckel ihrer konkaven Seite anhaftet.

Die Bildung der Mikrogameten beweist jedenfalls, daß sie hier nicht nur aus Kernsubstanz gebildet sind, wie Simond [97] es bei Coccidium oviforme beschreibt, sondern daß auch das Plasma daran teilnimmt, wenn es auch nur in geringen Quantitäten nachzuweisen ist. Die Hauptmasse desselben bleibt als großer, kugliger Restkörper zurück (Fig. 49) und geht zugrunde. Stets kann man in diesen Restkörpern noch Chromatinpartikel nachweisen, die von dem zerfallenen Karyosom herrühren. Die Veränderungen, die der Restkörper während seiner Auflösung erleidet, sind nun recht interessant. Anfangs, nach der Loslösung der Mikrogameten, erscheint derselbe noch vacuolär strukturiert; allmählich wird er aber ganz hyalin und durchsichtig. Die kleinen Chromatinkörnchen, die vom Karyosom übrig geblieben sind, vereinigen sich zu kleinen Kugeln, die an die Oberfläche rücken und sich hier, ähnlich wie die Mikrogametenkerne, gleichmäßig verteilen (Fig. 54). Der ganze Prozeß erinnert sehr an die Kernvermehrung bei der Mikrogametenbildung, nur daß die Chromatinkörper hier viel kleiner und zahlreicher sind. Bald darauf zerfällt aber der Restkörper in einzelne Kügelchen, die dann aufgelöst werden.

Die Erscheinung, daß der dem Untergang geweihte Teil des Kerns (das Karyosom) vor seiner Auflösung noch eine ähnliche Teilung durchmacht wie der überlebende, ist von besonderem Interesse im Hinblick auf die Tatsache, daß auch bei den Metazoen die zugrunde gehenden Kerne der Richtungskörper noch häufig sich teilen, bevor sie sich auflösen.

Die eigentümliche Kernvermehrung, welche zur Bildung der Mikrogameten führt, haben wir im Anschluß an die sehr ähnliche von mir [94, 95a, b, c] bei verschiedenen Foraminiferen konstatierte Kernteilung als multiple bezeichnet. Sie scheint innerhalb der Sporozoengruppe recht verbreitet zu sein. Mingazzini [90c] hat schon einige Stadien derselben bei Benedenia erkannt, wie von Siedlecki [98c] bestätigt wurde. Auch bei Coccidium oviforme hat Simond [97b] sie beschrieben. Von Siedlecki [98, 99] wurde sie bei Adelea genauer studiert. Jüngst wurde sie von Doflein [98] auch bei Myxosporidien beobachtet. Endlich gelang es mir auch bei Gregarinen dieselbe nachzuweisen, worüber ich andernorts ausführlich berichten werde. Wie die direkte und amitotische Kernteilung, scheint auch diese Kernvermehrung bei den Protozoen

in recht mannigfaltigen Formen und Variationen aufzutreten. Schon bei meinen Foraminiferenstudien habe ich darauf hingewiesen, wie verschiedenartig dieselbe verläuft. Bei Calcituba z. B. wird die Chromatinverteilung und die Fertigstellung der Tochterkerne im Mutterkern vollendet, worauf dieser dann zerfällt. Bei Polystomella und Saccammina hingegen löst sich der ganze Kern auf, und die zerstreuten Chromatinpartikel vereinigen sich erst im Plasma zur Bildung der Tochterkerne; ein Vorgang, der vollständig mit dem bei Coccidium schubergi geschilderten Modus übereinstimmt. Endlich habe ich bei Patellina [95c] alle Übergänge zwischen der direkten Zweiteilung und der multiplen Vermehrung feststellen können und die letztere von der ersteren abgeleitet. Wir haben auch bei Coccidium gesehen, daß die multiple Kernteilung mit der direkten Zweiteilung kombiniert sein kann.

6. Der Bau der ausgebildeten Mikrogameten.

Die fertigen Mikrogameten von Coccidium schubergi, die in Fig. 50*a—c* nach dem Leben, in Fig. 51*a—c* nach Präparaten abgebildet sind, zeichnen sich durch ihre lang gestreckte, fadenförmige Gestalt aus. Sie können eine Länge von 6—7 μ erreichen, bei einer Breite von kaum 1 μ. Ihre Form können sie in gewissen Grenzen verändern, indem sie bald gerade gestreckt, bald U-förmig gekrümmt erscheinen, doch ist diese Biegung selten sehr stark, meist zeigen sie die sanfte, sichelförmige Kurve, wie Fig. 50*a* es darstellt, während das Extrem der Beugungsfähigkeit durch Fig. 50*b* und 51*a* illustriert wird. Die Mikrogameten von Coccidium schubergi befinden sich mit dieser geringen Metabolie der Körpergestalt in vollständigem Gegensatz zu denen von Coccidium lacazei, welche bei der Bewegung die lebhaftesten Gestaltsveränderungen, wie Krümmungen, Einrollungen und Schlängelungen aufweisen, wie die Fig. 52*a—b* zeigen können. Diese lebhaften Bewegungen machen es bei dieser Form sehr schwer, im Leben etwas über den feineren Bau zu ermitteln: aus diesem Grunde ist uns auch früher die vordere Geißel, welche die Mikrogameten von Coccidium lacazei ebenso wie die von Coccidium schubergi besitzt, entgangen[1]). Nachdem Léger [98b, c] und v. Wasielewski [98] bei den Mikrogameten anderer Coccidien, die deutlicher diese an der Grenze der Wahrnehmbarkeit liegenden Strukturen zeigen, die vorderen Geißeln entdeckt hatten, gelang es mir auch bei Coccidium lacazei, diese enorm feinen Gebilde am lebenden Objekt und dann auch auf gefärbten Präparaten zu erkennen. Bei Coccidium schubergi war dies viel leichter, weil die Mikrogameten hier nicht nur doppelt so groß sind wie bei Coccidium lacazei (wo sie nur 3—4 μ lang sind), sondern auch viel langsamere Bewegungen ausführen. Die Geißelverhältnisse, welche bei beiden Coccidien große Übereinstimmung zeigen, sind auch außerordentlich den von Léger [98c] bei Echinospora beschriebenen ähnlich, dessen Beobachtungen ich bestätigen kann.

Zum speziellen Studium der Mikrogameten, besonders ihrer protoplasmatischen Teile, erhält man die schärfsten Bilder bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain; um die Geißeln und feinen Protoplasmasäume besser zu sehen, muß man die Präparate dann nicht in Kanadabalsam, sondern in Glyzerin oder noch besser in essigsaures Kali einschließen.

Was nun zunächst den feineren Bau der Mikrogameten von Coccidium schubergi anbetrifft, so erkennt man am lebenden Objekt außer den Geißeln, deren Sitz ich nachher besprechen will, nur noch, daß der ziemlich stark lichtbrechende Körper vorn in eine glänzende Spitze ausläuft (Fig. 50*a—c*), welche aus dichterem Protoplasma zu bestehen scheint und offenbar

[1]) Die hintere Geißel hatten wir aber schon erkannt und auch beschrieben [97, S. 201], so daß Léger nur der Ruhm der Entdeckung der zweiten Geißel gebührt.

das Einbohren der Mikrogameten in andere Körper erleichtert. Das Hinterende läuft ebenfalls in eine feine Spitze aus, doch ist das Plasma derselben nicht besonders differenziert. Eine feinere Struktur läßt sich am Körper sonst nicht wahrnehmen, er ist vollkommen homogen.

Auf Präparaten werden die Mikrogameten mit allen Kernfarbstoffen stets sehr stark tingiert, was daher rührt, daß der größte Teil ihres Körpers aus chromatischer Kernsubstanz besteht, worin sie die größte Übereinstimmung mit den Spermatozoen der höheren Tiere zeigen. Wie die Entwicklung der Mikrogameten lehrt, wird nur wenig Protoplasma zu ihrem Bau verwendet. Am ausgebildeten Mikrogameten läßt sich diese Beteiligung des Protoplasmas oft nur sehr schwer nachweisen, indessen fehlt es doch niemals ganz. Stets erweist sich die feine Spitze am Vorderende durch ihr Ungefärbtbleiben mit Kernfarbstoffen und andererseits durch ihre starke Tinktion mit Plasmafarbstoffen (z. B. Eosin) als nicht zum Kern gehörig, daß es indessen besonders differenziertes Protoplasma ist, beweist auch ihre im Präparat wie im Leben deutliche stärkere Lichtbrechung. Außer dieser vorderen Plasmaanhäufung findet sich auch stets am Hinterende als Basis der hinteren Geißel eine größere Ansammlung desselben (Fig. 50 und 51*a*–*c*). Während man diese beiden Plasmapartien immer wahrnehmen kann und es Mikrogameten gibt, wo nur diese Teile als deutlich protoplasmatisch zu erkennen sind, findet man andere, bei denen die ganze Oberfläche des Chromatinstabes mit einer deutlichen Schicht hyalinen Protoplasmas bedeckt ist (Fig. 51*c*), auch füllt nicht selten eine stärkere Ansammlung desselben die konkave Seite des Mikrogameten aus (Fig. 51*a*), wie dies Léger [98c] schon bei Echinospora beschrieben hat. Derselbe sieht diesen Plasmaklumpen als Reservenahrung an, welche der Mikrogamet, der nicht die Fähigkeit besitzt, sich durch Nahrungsaufnahme von außen zu ernähren, bei seinem Umherwandern auf der Suche nach dem Makrogameten verbraucht. Ich schließe mich dieser Auffassung um so mehr an, als ich beobachtet habe, daß diese Plasmaanhäufung bei eben vom Restkörper losgelösten Mikrogameten häufiger zu erkennen ist, während man bei denjenigen, welche man auf der Oberfläche der Makrogameten zum Befruchtungsakt vereinigt findet, nur selten eine Spur desselben wahrnimmt. Indessen will ich nicht unerwähnt lassen, daß ich auch Mikrogameten gefunden habe, die ohne diesen Ballast sich vom Restkörper loslösen.

Im Kernteil des Mikrogameten kann man auch im gefärbten Objekt nur in seltenen Fällen eine feinere Struktur in Gestalt einer dichten Granulierung erkennen, meist sind die Chromatinkörnchen im ausgebildeten Gameten so dicht aneinander gelagert, daß der ganze Kern als eine kompakte dunkle Masse erscheint. An der konkaven Seite des Kernes findet sich häufig eine kleine Ausbuchtung (Fig. 51*a* u. *c*), die mehr oder weniger tief in die Kernsubstanz hineinführt und mit Protoplasma erfüllt ist. In anderen Fällen ist diese kleine Plasmaanhäufung tiefer in den Kern hineingerückt und hängt nur noch durch einen dünnen Stiel mit dem oberflächlichen Plasma zusammen. Dieser Stiel kann nun auch fehlen, man bemerkt dann im Innern des Kernes nur eine kreisrunde oder ovale oder selbst spindelförmige helle Stelle (Fig. 51*b*). Alle diese Bildungen halte ich, wie bereits früher erwähnt, für Reste des Protoplasmakegels, welcher bei der Bildung der Mikrogameten den Hohlraum der kappenförmigen Kerne ausfüllt (Fig. 47*a*). Léger hat bei Echinospora schon ähnliche helle Vacuolen im Kern des Mikrogameten beobachtet, aber nichts über ihre Bedeutung mitgeteilt.

Wie bereits erwähnt, sind die beiden Geißeln an den Mikrogameten der Coccidien zuerst von Léger [98c] und v. Wasielewski [98] richtig erkannt worden. Bezüglich der Insertion derselben scheinen Verschiedenheiten bei den einzelnen Coccidien vorzuliegen. Bei Barouxia caudata sollen sie beide am Vorderende dicht hinter der kleinen Spitze, die Léger

[98b] Rostrum nennt, inserieren, was auch v. Wasielewski [98] für Coccidium oviforme und eine Coccidie des Lithobius-Darms (Coccidium lacazei?) angibt. In einer neueren Mitteilung beschreibt aber Léger sehr eingehend bei Echinospora und einer Coccidie des Lithobius martini, die er für identisch hält mit Coccidium schneideri (lacazei?) aus Lithobius forficatus, die Mikrogameten und findet, daß hier eine Geißel vorn, die andere hinten ihren Ansatz hat. Das letztere Verhalten finde ich nun bei beiden Coccidien des Lithobius forficatus, und v. Wasielewski hat sich bei seinem fraglichen Lithobius-Coccidium entweder bezüglich des Ansatzes der Geißeln getäuscht oder es hat ihm noch ein anderes Coccidium vorgelegen.

Bei Coccidium schubergi, das sich langsamer bewegt, kann man die Geißeln im Leben viel leichter erkennen als bei Coccidium lacazei, das bei schnellerer Bewegung und kleinerem Körper auch viele zartere Geißeln besitzt. Trotzdem kann man sich mit einiger Mühe bei beiden Formen schon im Leben und noch besser an Präparaten, die in der oben angegebenen Weise behandelt sind, überzeugen, daß der Sitz der Geißeln der gleiche ist (Fig. 50—52*a—c*). Die vordere Geißel entspringt von der vorderen Plasma-Anhäufung, an der Basis der kleinen, stark lichtbrechenden Spitze, des Rostrums, mit einem etwas verbreiterten Anfangsteil; in ihrem übrigen Verlauf ist sie von unmeßbarer Dünne, weshalb man auch nicht sehen kann, ob sie stumpf oder spitz endigt; ihre Länge übertrifft die des Mikrogametenkörpers mindestens um das Doppelte. Bei gekrümmten Mikrogameten bemerkt man, wenn sie auf der Seite liegen, daß die Geißel von der konvexen Seite ihren Ursprung nimmt, eine Erfahrung, die wir schon bei der Entwicklung der Mikrogameten gemacht haben.

Die hintere Geißel ist eine direkte Verlängerung des hinteren Körperendes; hier findet sich, wie oben erwähnt, ebenfalls eine kleine Protoplasma-Anhäufung, wie am Vorderende, die als Geißelbasis dient. Léger gibt an, daß die hintere Geißel bei Echinospora vor der hinteren Spitze entspringt und zwar auf der konvexen Seite; bei Coccidium schubergi ist dies nicht der Fall. Der Kern läuft hier nach hinten in eine feine Spitze aus, die etwa aus der Richtung der Längsachse heraus nach der konvexen Seite gekrümmt ist (Fig. 51*a, c*); betrachtet man nun den Mikrogameten von der Profilansicht und verfolgt den Geißelfaden, so kann man seine Kontur auf der konvexen Seite eine Strecke weit über die nach der konkaven Seite gekrümmte Spitze des Kerns hinauf verfolgen; übersieht man dann die sehr zarte Kontur der kegelförmigen Geißelbasis auf der konkaven Seite, so gelangt man zu der Vorstellung, daß die Geißel vor dem Ende des Mikrogameten inseriert. Ob diese Deutung für die Objekte Légers zutrifft, vermag ich nicht zu entscheiden. Die hintere Geißel schien mir etwas kürzer, dafür aber dicker als die vordere zu sein.

Bei den Mikrogameten von Coccidium schubergi kann man die Art der Bewegung recht gut beobachten. Durch lebhaft schlängelnde Bewegungen der vorderen Geißel, die hierbei nach hinten gerichtet ist und mit dem Körper des Mikrogameten einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet, wird der Körper mit der glänzenden Spitze nach vorwärts getrieben, wobei er sich um seine Längsachse dreht. Die hintere Geißel schien mir nur, wie bei vielen Flagellaten, als Schleppgeißel zu wirken und zur Steuerung zu dienen; denn wenn dieselbe auch schwache Undulationen zeigt, könnten dieselben, wohl durch die fortwährenden ruckweisen Krümmungen und Streckungen des ganzen Mikrogametenkörpers bedingt, passiver Natur sein. In diesen Krümmungen dürfte vielleicht auch die Ursache für ein eigentümliches Wackeln und Tanzen, welches der Organismus bei der Vorwärtsbewegung zeigt, zu finden sein, indem durch dieselben fortwährend ruckweise die Lage des Schwerpunktes und die Steuerung verändert wird. Die rotierende, stoßweise Bewegung des Körpers ist sehr geeignet, um dem Mikrogameten das Ein-

dringen in fremde Körper zu erleichtern, und es ist in der Tat verblüffend, zu beobachten, mit welcher Schnelligkeit ein Mikrogamet mit seiner Spitze in eine Darmepithelzelle sich einbohrt und durch das Plasma derselben hindurch wandert, um zu einem in ihr gelegenen Makrogameten zu gelangen. Die Kraft dieser winzigen Organismen ist so groß, daß sie selbst in das viel konsistentere Plasma einer Adelea eindringen, um einen in derselben gelegenen Makrogameten zu befruchten (cf. Fig. 68).

Bei den Mikrogameten von Coccidium lacazei wird die Bewegung noch komplizierter dadurch, daß hier Schlängelungen des ganzen Körpers hinzukommen.

Die Hauptunterschiede der Mikrogameten von Coccidium lacazei gegenüber denjenigen von Coccidium schubergi sind folgende:

1. Die Mikrogameten von Coccidium lacazei sind nur ungefähr halb so lang (3—4 μ) wie die von Coccidium schubergi (6—7 μ), dafür aber dicker und gedrungener (cf. die Fig. 50, 52 u. 53).

2. Im Kern der ersteren läßt sich ein deutlich dunkler färbbares Karyosom unterscheiden, bei letzteren nicht (cf. das Kapitel über die Bildung der Mikrogameten).

3. Bei den Mikrogameten von Coccidium lacazei führt der Körper schlängelnde Bewegungen aus, bei denen von Coccidium schubergi nicht.

Ich glaube, daß man hiernach die beiden Arten im Leben wie in Präparaten leicht wird unterscheiden können.

Historisches über die Mikrogameten.

Stadien der Mikrogametenbildung wurden schon im Jahre 1862 von Eberth [62] beobachtet, der bei Klossia an ihrer Oberfläche mit feinen Haaren bedeckte Zellen beschrieb (S. 397) und kenntlich abbildete (Tab. 33, Fig. 7). Aimé Schneider [83] und Labbé [95, 96] fanden bei derselben Form auch andere Stadien der Mikrogameten-Entwicklung, hielten dieselben aber für pathologische Produkte (formations cadavériques Schneiders, f. tératologiques Labbés), während Mingazzini [94] sie für Stadien der endogenen Schwärmerbildung (Eimeria-Stadium) ansah. Erst die neueste Arbeit von Siedlecki [98c] hat die wahre Bedeutung dieser Bildungen bei Klossia als Mikrogameten und ihre Rolle bei der Befruchtung nachgewiesen.

Nachdem Podwyssozky [94] und Clarke [95] schon bei Coccidium oviforme die Mikrogameten beobachtet hatten, wurde ihre Bedeutung für die geschlechtliche Fortpflanzung von Simond [97] vermutet, indessen der Kopulationsakt nicht beobachtet. Derselbe Autor beschrieb recht eingehend die Mikrogametenbildung bei den Coccidien des Triton, wo sie schon Labbé früher gesehen hatte.

Schuberg [95] entdeckte die Mikrogameten bei dem Coccidium des Mäusedarms und sprach als erster die Vermutung ihrer geschlechtlichen Funktion aus. Durch direkte Beobachtung nachgewiesen wurde die geschlechtliche Fortpflanzung der Coccidien und die Rolle, welche die Mikrogameten als männliche Geschlechtszellen spielen, erst durch Schaudinn und Siedlecki [97] bei den Coccidien des Lithobius forficatus.

Hagenmüller [98] und Léger [98a] fanden die Mikrogameten bei Diplospora, Barouxia und anderen Formen und bestätigten die Beobachtungen von Schaudinn und Siedlecki.

Bezüglich des feineren Baues der Mikrogameten hatten schon die meisten Beobachter erkannt, daß der größte Teil ihres Körpers aus Kernsubstanz besteht. Schaudinn und Siedlecki schilderten dann bei Coccidium die Art der Bewegung mit Hilfe einer hinteren Geißel, aber erst in neuester Zeit wurde die wichtige Entdeckung gemacht, daß dieselben noch eine zweite

Geißel besitzen. Léger [98] fand dieselbe bei Barouxia und Echinospora und unabhängig und gleichzeitig mit ihm v. Wasielewski [98] bei Coccidium oviforme und einer Coccidie des Lithobius. Siedlecki [98c] bestätigte das Vorhandensein der Geißeln auch für Coccidium proprium. Am genauesten wurde der Bau der Mikrogameten von Echinospora durch Léger [98c] in der mehrfach zitierten Arbeit beschrieben, dessen Beobachtungen meine oben mitgeteilten Befunde an den Coccidien des Lithobius im wesentlichen bestätigen.

Obwohl schon nach den bisherigen Angaben nicht daran gezweifelt werden kann, daß die Geißelbildung bei den Mikrogameten in der Gruppe der Coccidien sehr verbreitet ist, kann sie doch nicht als allgemeiner Charakter der Coccidien aufgestellt werden, weil wir schon zwei Fälle kennen, wo sie sicher fehlt. Bei Benedenia octopiana sind nach den Untersuchungen von Siedlecki keine Geißeln vorhanden, sondern hier wird die Bewegung nur durch Schlängelungen des sehr lang gestreckten Mikrogametenkörpers bewirkt. Ferner fehlen sie bei Adelea ovata, wo die Verhältnisse ganz anders liegen. Hier ist nämlich der von uns in unserer früheren Arbeit als Mikrogamet bezeichnete große, sichelförmige Körper, welcher den Makrogameten aufsucht und sich zum Zweck der Befruchtung ihm anlegt, nicht den Mikrogameten der anderen Coccidien homolog, sondern den letzteren entspricht nur der vierte Teil desselben, der wirklich in den Makrogameten eindringt. Daß nur dieser Teil dem Mikrogameten gleichwertig ist, geht auch daraus hervor, daß wir neuerdings beobachten konnten (cf. die Adelea-Bearbeitung Siedleckis), wie nach der Teilung des Kerns in vier Stücke die letzteren sich in die Länge strecken und langsame Schlängelbewegungen ausführen, mit deren Hilfe einer derselben, mit etwas Plasma umgeben, in den Makrogameten hineinwandert. Man kann sich vorstellen, daß sekundär bei Adelea die Mikrogametenbildung in zwei Abschnitte zerlegt ist, während sie bei den übrigen Coccidien kontinuierlich verläuft. Man muß nach dieser Auffassung das von uns als Mikrogamet bezeichnete Stadium, das ja nur eine Vorstufe derselben darstellt, Mikrogametoblast nennen.

Ob die Geißeln von den Mikrogameten erst sekundär während der phylogenetischen Entwicklung erworben sind oder einen primären Charakter der Coccidien darstellen, läßt sich bei unseren zur Zeit noch sehr geringen Kenntnissen nicht entscheiden; das letztere ist mir plausibler, denn die beiden Formen, welche keine Geißeln besitzen, zeigen in vielen Punkten entschieden sekundäre Charaktere und erweisen sich gegenüber dem Typus der Coccidien (Coccidium) stark differenziert, so daß man einen sekundären Verlust der Geißeln bei ihnen wohl annehmen kann. Léger scheint derselben Ansicht zu sein, er benutzt die Fähigkeit der Geißelbildung sogar zu phylogenetischen Spekulationen, indem er die Coccidien von den Flagellaten ableitet. In einem späteren Kapitel werde ich bei Besprechung der Verwandtschaft der Coccidien noch auf diese Frage zurückkommen.

7. Das Heranwachsen und die Reifung der Makrogameten.

Die Differenzierung der Makrogameten tritt um dieselbe Zeit wie die der Mikrogametocyten ein, also vom fünften Tage nach der Infektion ab. Wie wir bereits erfahren haben, zeichnen sich die Makrogameten durch den Besitz eigentümlicher körniger Bildungen aus, die sich später bei der weiteren Entwicklung als Reservestoffe erweisen. Die Anhäufung dieser Granula macht sich nun schon in ganz jungen Stadien bemerkbar (Fig. 56). Die Körnchen sind $^1/_2$—2 μ große, stark glänzende, kuglige Gebilde und stimmen in ihren optischen und chemischen Eigenschaften mit den sog. „plastischen Granula“ überein, die Labbé [93, 94] und

Thélohan [94] bei verschiedenen Coccidien beobachtet und genauer definiert haben. Das starke Lichtbrechungsvermögen derselben läßt die Makrogameten bei auffallendem Licht weißlich erscheinen, während sie bei durchfallendem opak sind. Im polarisierten Licht erscheinen sie nicht doppeltbrechend. Bei Anwendung von Osmiumgemischen bleibt ihre starke Lichtbrechung auch in Präparaten erhalten, während sie bei Sublimatbehandlung ganz abblassen und in Kanadabalsam kaum wahrzunehmen sind, was für die Kernstudien sehr vorteilhaft ist. Jod färbt sie gelb, und sie behalten diese Färbung auch bei nachfolgender Behandlung mit Schwefelsäure. Sie sind weder in verdünnten Säuren, noch Alkalien löslich, ebensowenig in Äther, Chloroform, Alkohol. In Hämatoxylin, Boraxkarmin, Pikrokarmin bleiben sie ungefärbt; Eosin, Aurantia, Thionin färben sie gleichmäßig, ebenso wie das Plasma. Bei Doppelfärbung mit Eosin-Methylgrün (Rhumbler) werden sie rot tingiert. Eisenhämatoxylin (Heidenhain) färbt sie nicht. Es sind chemisch nicht genauer definierbare Eiweißstoffe, die aber von ähnlichen Reservestoffen anderer Sporozoen (z. B. den Paraglycogengranula, Pyxiningranula etc. der Gregarinen) zu unterscheiden sind. Labbé [97a] nennt die Substanz, aus der sie bestehen, „Coccidin“, „qui, sans préjuger de leur nature microchimique, indiquera cependant que les réactions de ces granules sont propres aux Coccidies“.

Es ist von besonderem Interesse für die Bedeutung des Zellkerns, daß diese plastischen Granula bei den jungen Makrogameten stets zuerst in der Nähe des Kerns auftreten und hier beim weiteren Wachstum zunächst am dichtesten gehäuft sind (Fig. 56—58). Hierdurch erhalten diese Stadien ein sehr charakteristisches Aussehen. Sie weisen nämlich drei verschiedene Zonen auf, eine dunkle äquatoriale und zwei helle polare (Fig. 57, 58). Beim weiteren Wachstum werden aber immer mehr Granula gebildet und erfüllen dieselben dann beim ausgewachsenen Makrogameten das ganze Protoplasma (Fig. 59). Die einzelnen Körnchen liegen in den Alveolen des Plasmas und sind anfangs klein ($^1/_2\,\mu$); erst allmählich werden sie größer und können bei den ausgebildeten Makrogameten einen Durchmesser von 2 μ erreichen. Sie werden erst spät, innerhalb der Cyste, bei der Bildung der Sporozoiten aufgebraucht.

Die Struktur des Plasmas ist ähnlich wie bei den Schizonten eine grob alveoläre (Alveolendurchmesser $1^1/_2$—2 μ), und auch hierdurch sind die Makrogameten von den Mikrogametocyten leicht zu unterscheiden. Die ausgebildeten Makrogameten zeigen außer den plastischen Granula noch eine andere Sorte von Körnchen im Protoplasma. Dieselben sind kleiner und zeichnen sich durch ihre starke Färbbarkeit mit Hämatoxylin aus. Ob sie identisch sind mit den „chromatoiden Granula“ Schneiders, vermag ich nicht zu sagen; sie wechseln sehr an Menge bei verschiedenen Individuen. Nach Schneider und Labbé sollen sie hauptsächlich in den oberflächlichen Schichten des Plasmas vorkommen[1]); hier liegen sie umgekehrt mehr im Innern.

Besonders stark werden sie mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) tingiert, und bei stärkerer Anhäufung können sie das Studium des Kernes vermittels dieses Farbstoffes verhindern, weil sie beim Ausziehen der Farbe dieselbe länger behalten als das Chromatin des Kernes. Wir werden später sehen, daß diese hämatoxylinophilen Granula bei der Sporulation eigentümliche Umlagerungen und Veränderungen erleiden. Auch sie sind wohl als Reservestoffe anzusprechen. Sie fehlen den anderen Stadien und sind für die Makrogameten charakteristisch.

Der Kern des Merozoits vergrößert bei dem Heranwachsen zum Makrogameten in

---

[1]) Es scheint mir aber nicht ausgeschlossen, daß diese Autoren Stadien der multiplen Kernvermehrung vor sich gehabt haben und die „chromatoiden Granula“ zum Teil wirkliche Chromatinpartikel sind.

seinem Innern das Karyosom in derselben Weise wie bei den Schizonten (cf. Fig. 24 u. 29), so daß der Kern des ausgebildeten Makrogameten denselben Bau zeigt wie der des Schizonten (cf. Fig. 29 u. 63*a*).

Aus den Infektionsversuchen scheint mir hervorzugehen, daß die männlichen Geschlechtsprodukte immer etwas in der Entwicklung vor den weiblichen voraus sind. Ich fand fünf bis sechs Tage nach der Infektion die Mikrogametocyten schon ausgewachsen und zum Teil bereits in Kernteilung zur Mikrogametenbildung begriffen, während die Makrogameten noch ganz klein waren (etwa auf dem Stadium, welches Fig. 56 darstellt). Wenn dann am 6.—7. Tage die Makrogameten erwachsen waren und sich zur Reifung anschickten, fanden sich fast gar keine Mikrogametocyten mehr, sondern die meisten Mikrogameten hatten sich schon von den Restkörpern frei gemacht und schwärmten überall im Darminhalt umher. Ich habe aber bei den zahlreichen Lithobien, die ich untersuchte, niemals in einem Darmkanal nur eine Art der Geschlechtszellen beobachtet, sondern stets fanden sich, wenn reife Makrogameten vorhanden waren, auch reife Mikrogameten, so daß ich der Überzeugung bin, daß beiderlei Geschechtszellen von derselben Merozoitengeneration abstammen. Häufig findet man in derselben Epithelzelle neben einem Makrogameten auch einen Mikrogametocyten, wie z. B. Fig. 69 es zeigt, wo links der letztere sich gerade in Kernteilung zur Mikrogametenbildung befindet, während der Makrogamet noch nicht reif ist. Die Erscheinung, daß die Makrogameten immer in der Entwicklung hinter den Mikrogametocyten zurück sind, also offenbar langsamer wachsen, erklärt sich wohl dadurch, daß letztere alle aufgenommene Nahrung direkt zum Ausbau ihres Körpers verwenden, während erstere nur einen Teil der Nahrungsstoffe hierzu aufbrauchen, den Rest aber zu Reservestoffen kondensieren und für die Zukunft aufheben.

Die während des Wachstums immer stärker werdenden Differenzen zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen erstrecken sich aber nicht nur auf den eben geschilderten feineren Bau und die Inhaltskörper, sondern auch auf die äußere Gestalt, so daß die entwickelten Makrogameten schon an ihrer Form bei ganz schwacher Vergrößerung von den Mikrogametocyten (und Schizonten) leicht zu unterscheiden sind. Während nämlich die Mikrogametocyten (und Schizonten) schneller in die Breite wachsen und daher allmählich Kugelgestalt annehmen, wachsen die Makrogameten mehr in die Länge und nehmen die Form eines langgestreckten Rotationsellipsoids an; sobald sie ganz herangewachsen sind, zeigen sie meistens bohnenförmige Gestalt, indem der langgestreckte Körper sich parallel mit der Oberfläche der Epithelzelle etwas krümmt (Fig. 59, 63).

Bevor der erwachsene Makrogamet befruchtet wird, macht er nun einige Veränderungen durch, welche man, im Vergleich mit den Metazoeneiern, als Reifung bezeichnen kann. Sie beziehen sich hauptsächlich auf den Zellkern, der einen Teil seiner Substanz herauswirft. Während man das Wachstum des Makrogameten nicht unter dem Mikroskop verfolgen konnte, weil es zu langsam erfolgt, sondern auf die Kombination der Stadien angewiesen war, die allerdings hier keinerlei Schwierigkeiten aufweist, kann man den Reifungsprozeß, der sich in kurzer Zeit abspielt, leicht im Leben verfolgen und dann sicher die konservierten Stadien desselben kombinieren. Man wählt für die Beobachtung solche Darmkanäle, in denen sich recht zahlreiche Makrogameten befinden, die bereits bohnenförmige Gestalt besitzen. Der Zellkern liegt im Zentrum der Zelle und markiert sich am lebenden Objekt sehr klar als helle, fein granulierte Blase, in der das stärker lichtbrechende Karyosom deutlich ins Auge fällt (Fig. 59). Auf gefärbten Präparaten (Fig. 63, 63*a*) zeigt der Kern dieses Stadiums einen sehr gleichmäßig feinnetzigen (alveolären) Bau. Die Chromatinkörnchen sind sehr klein und gleichmäßig in den

Knotenpunkten des Netzwerkes verteilt. Eine distinkte, doppelt konturierte Membran ist nicht zu erkennen, die Kerngrenze scheint nur durch eine Verdichtung des Chromatingerüstes gebildet zu werden. Das Karyosom liegt im Zentrum, enthält im Innern, wie gewöhnlich, einige helle Vacuolen, ist meist homogen gefärbt und läßt nur selten einige dunklere Granulationen erkennen. Das bei den Schizonten über dasselbe Gesagte gilt auch hier. Es ist stets von einem deutlichen Alveolarsaum umgeben. — Mustert man nun die lebenden Makrogameten durch, so bemerkt man bald einige, die gedrungene Gestalt aufweisen, und schließlich auch solche, die vollkommenene Kugelgestalt besitzen; zwischen den bohnenförmigen und den kugligen findet man alle Übergänge. Während aber die ersteren das Karyosom deutlich aufweisen, konnte ich bei letzteren trotz der größten Anstrengung dasselbe nicht auffinden. Die Erklärung für diese merkwürdige Verschiedenheit ergab die direkte Beobachtung der Umwandlung eines bohnenförmigen Makrogameten in einen kugligen. Ich hatte einen solchen schon etwa eine Viertelstunde beobachtet und seinen Umriß mit dem Zeichenapparat entworfen; als ich nach einer weiteren Viertelstunde wieder eine Zeichnung entwarf, deckte sie sich nicht mehr mit der ersten. Der Makrogamet hatte sich ganz allmählich gerade gestreckt. Nach einiger Zeit krümmte er sich aber wieder, um sich dann nochmals gerade zu strecken. Nachdem er dies noch einmal wiederholt, blieb er gerade und begann nun allmählich seine Längsachse zu verkürzen und die Querachse zu verlängern; er kontrahierte sich immer mehr; während dieser Gestaltveränderung, die etwa eine Stunde Zeit beanspruchte, rückte das Karyosom aus dem Zentrum des Kernes langsam an die Kerngrenze, und plötzlich, während ich es noch eben deutlich gesehen hatte, war es verschwunden. Wenige Augenblicke später traten auf der Oberfläche des Makrogameten an verschiedenen Stellen kleine, glänzende Tröpfchen auf, und zwar wurden manche derselben mit solcher Gewalt ausgestoßen, daß sie mehrere Mikromillimeter weit fortgeschleudert wurden und zum Teil tief in das Plasma der Wirtszelle eindrangen. Die Kontraktion und Abrundung des Makrogameten geht dabei immer weiter. Lag er zu Beginn dicht unter der Oberfläche der Epithelzelle, so tritt er bei seiner Zusammenziehung allmählich aus derselben heraus und liegt, wenn er ganz kuglig geworden ist, schließlich neben den Resten derselben. Ich habe diesen ganzen Vorgang wiederholt verfolgt, die Zeit, in der er sich abspielte, wechselte zwischen $1\frac{1}{2}$—2 Stunden. Fig. 59—62 stellen vier Phasen desselben dar. Fig. 59: der bohnenförmige Makrogamet, Karyosom noch in der Mitte des Kerns; Fig. 60: die Kontraktion hat begonnen, das Karyosom ist an die Kerngrenze gerückt. Fig. 61: Karyosom verschwunden, glänzende Körperchen sind ausgestoßen, der Makrogamet beginnt aus der Epithelzelle auszutreten; Fig. 62: derselbe ist ganz kuglig geworden.

Die stark lichtbrechenden plastischen Granula, welche das ganze Protoplasma des Makrogameten dicht erfüllen, verhinderten es, das Schicksal des Karyosoms nach seinem Verschwinden aus dem Kern zu verfolgen. Auf gefärbten Präparaten gelang dies aber sehr leicht. Es zeigte sich, daß das Karyosom in dem Moment, in welchem es über die Peripherie des Kernes heraustritt (im Leben der Moment des plötzlichen Verschwindens), sofort in viele größere und kleinere kuglige Partikel zerfällt, die dann im Leben explosionsartig aus dem Weichkörper ausgestoßen werden. Fig. 63—65 stellen diese Stadien dar. In Fig. 63: Kern noch in Ruhe; Fig. 64: das Karyosom ist im Begriff aus dem Kern herauszutreten. Fig. 64*a* zeigt denselben Kern bei sehr starker Vergrößerung, das Karyosom ist stark gequollen, gegenüber dem ruhenden Stadium, und es sind viel mehr Vacuolen in demselben aufgetreten, das Kerngerüst hat eine längsstreifige Konfiguaration angenommen, die Maschenzüge konvergieren nach dem Karyosom, das schon zur Hälfte aus dem Kern heraus ist. Der Kern ist in die Länge gezogen, und es ist inter-

essant, daß seine Längsachse stets quer oder ein wenig schief zur Längsachse des Makrogameten liegt (Fig. 64). Niemals habe ich ihn parallel mit der Längsachse gefunden. Fig. 65 zeigt dann den Zerfall des Karyosoms und die Wanderung seiner Teilstücke nach der Oberfläche.

Ich stelle mir die Mechanik des Vorganges so vor, daß die konsistenteren Inhaltsgebilde des Weichkörpers, die plastischen Granula, bei der Zusammenziehung des Makrogameten in der Längsrichtung einen starken Druck auf die Kernblase ausüben und sie in querer Richtung zusammendrücken. Wirkt nun dieser Druck auf einer Seite des Kernes stärker, so wird das festere Karyosom nach der entgegengesetzten Seite verschoben und schließlich in ähnlicher Weise aus der Kernblase herausgequetscht, wie man einen Kirschkern aus der Kirsche herausgedrückt, indem man sie zwischen zwei Finger nimmt und den Druck nicht auf die Mitte derselben, sondern etwas seitlich ausübt. Nachdem das Karyosom den Kern verlassen, wird es von den härteren plastischen Granula sofort in viele Tröpfchen zerdrückt, die dann bei weiterer Kontraktion des Plasmas, wie die Wassertröpfchen aus einem Schwamm, aus der Zelle ausgepreßt werden. Für diese Vorstellung spricht auch die Tatsache, daß der Kern nach dem Austritt des Karyosoms seine scharfe Begrenzung verliert; sein Maschenwerk geht in das Plasma über, und einzelne periphere Chromatinpartikelchen liegen schon zwischen den plastischen Granula. Erst nachdem sich der Makrogamet kuglig abgerundet, d. h. nachdem die Kontraktion beendet ist, zieht sich der Kern wieder zu einem kugligen Bläschen zusammen (Fig. 66).

Die Teilstücke des ausgestoßenen Karyosoms lösen sich in kurzer Zeit auf, sie werden am lebenden Objekt immer blasser, am gefärbten weniger färbbar, und nach $^1/_2$ Stunde ist nichts mehr von ihnen wahrzunehmen.

Durch die hier geschilderte Kontraktion des Makrogameten werden also zwei Ziele erreicht; erstens die Zelle wird aus der Epithelzelle befreit und fällt in das Darmlumen, wo sie von den Mikrogameten leichter gefunden wird; zweitens wird die chromatische Kernsubstanz durch Ausstoßung einesteils reduziert, denn wir haben bei der Bildung des Karyosoms gesehen, daß das Chromatin wesentlich daran beteiligt ist. Eine andere Art der Reduktion, etwa wie bei anderen Protozoen (Heliozoen, cf. Schaudinn [96b] und Hertwig, [98]) und den Metazoen durch Kernteilung, findet sich hier sicher nicht, denn ich habe die Makrogameten, Stadium für Stadium, kontinuierlich bis zur Befruchtung verfolgt und außer der Ausstoßung des Karyosoms nichts, was auf eine andersartige Reduktion hinweist, wahrgenommen. Der ganze Vorgang stimmt auch sehr gut zu der Art der Reduktion, welche wir bei der Bildung der Mikrogameten kennen gelernt haben. Auch hier geht das Karyosom der Mikrogametocyten zugrunde. Derartige primitive Vorgänge sind außer bei Coccidien meines Wissens noch nicht direkt beobachtet. Bei dieser Gruppe aber scheinen auch recht bedeutende Verschiedenheiten vorzuliegen. So wird bei dem nahe verwandten Coccidium lacazei das Karyosom nicht ausgestoßen, sondern es bleibt während des ganzen Befruchtungsaktes im Kern[1]), wird dann aber im Kern aufgelöst und später ein Teil der Kernsubstanz ausgestoßen; ähnlich scheint es nach Siedlecki [98] bei Coccidium proprium Schn. der Tritonen zu sein, wo die ausgestoßene Kernsubstanz im Plasma verbleibt und hier allmählich zugrunde zu gehen scheint (ganz in derselben Weise, wie wir es bei der Bildung der Mikrogameten gesehen haben, wo das Karyosom im Restkörper zurückgelassen wird). Auch bei Adelea wird ein Teil des Chromatins ausgestoßen. Siedlecki [99] sagt hierüber

[1]) Ebenso geht auch bei der Mikrogametenbildung dieser Form das Karyosom der Mikrogametocyten nicht zugrunde, sondern beteiligt sich an der Kernvermehrung. Erst in der Copula findet die Ausstoßung des Karyosoms des eingedrungenen Mikrogameten statt.

folgendes: „Ce phénomène d'expulsion d'une partie de la chromatine femelle doit-il être considéré comme une reduction ou comme une épuration nucléaire? En présence de ces faits que le karyosome, qui referme une quantité considérable de chromatine, n'en abandonne aucune trace, et sert ensuite à la reconstitution du réseau chromatique, nous pensons que l'on a affaire à une épuration nucléaire. Les parties nucléaires qui vont servir à la reproduction, condensées en partie dans le karyosome, restent, et le réseau, dont la chromatine jouait probablement un rôle dans l'alimentation et l'assimilation de la cellule coccidienne, est en grande partie rejeté.“ Wenn hiernach also die Ausstoßung der Kernsubstanz bei Adelea und Coccidium lacazei als „épuration“ aufzufassen wäre, müßte man die Ausstoßung des ganzen Karyosoms bei Coccidium schubergi als „reduction“ bezeichnen, was bei so nahe verwandten Formen doch recht unwahrscheinlich ist. Ich glaube, daß wir hierüber gar nichts aussagen können, wir wissen nur, daß bei den bisher untersuchten Coccidien vor oder nach der Befruchtung ein Teil des Kerns zugrunde geht, d. h. die Kernsubstanz wird verringert, und nur in diesem weitesten Sinne kann man von Reduktion sprechen. Von der physiologischen Bedeutung dieser Vorgänge können wir nichts aussagen. Sie aber direkt mit der komplizierten Reduktion bei der Richtungskörperbildung der Metazoeneier in Beziehung zu bringen, scheint mir, so lange wir keine Übergänge haben, nicht gut möglich. Hier, bei diesen Protozoen, können wir daher auch nichts mit der Vererbungstheorie anfangen. Dieselbe ist ja nur auf die komplizierten Vorgänge der Mitose zugeschnitten und versagt bei den primitiven Verhältnissen der Coccidien vollständig. Trotzdem vererben dieselben aber auch ihre feinsten Eigentümlichkeiten ganz genau. In neuerer Zeit mehren sich die Angaben, daß auch bei den Metazoeneiern vor der Befruchtung in einfacher Weise Chromatinteile aus dem Kern eliminiert werden, bei genauerem Studium werden sich vielleicht hier Beziehungen zu der Kernreduktion auffinden lassen.

8. Die Befruchtung.

Wie im vorigen Kapitel erwähnt wurde, besitzt der Kern des Makrogameten nach der Ausstoßung des Karyosoms eine unregelmäßige Gestalt, seine Grenzen sind verschwommen. Sobald aber der Makrogamet Kugelgestalt angenommen hat, rundet sich auch der Kern ab und wird wieder deutlicher begrenzt; gleichzeitig rückt er aus dem Zentrum heraus und nähert sich der Oberfläche der Zelle. Auf diesem Stadium tritt die Befruchtung ein. Stets findet man die Makrogameten jetzt von Mikrogameten umschwärmt. Betrachtet man die Oberfläche der ersteren genauer, so bemerkt man an einer Stelle eine kleine Hervorwölbung (Fig. 7). Dieser Buckel besteht aus vollkommen hyalinem Protoplasma; bei starker Vergrößerung und anhaltender Betrachtung zeigt er sehr langsame amoeboide Bewegungen, derart, daß er sich allmählich in eine feine Spitze auszieht, die sich etwas hin und her krümmen kann und sich dann wieder abflacht. Dieser Plasmahöcker findet sich stets an der Stelle der Oberfläche, welcher der Kern am nächsten liegt. Er dient als Empfängnishügel, denn in seine Kuppe dringt die Spitze des befruchtenden Mikrogameten ein. Es ist interessant, daß die umschwärmenden Mikrogameten stets nur an diesem durch die Nähe des Kerns und den Empfängnishügel bezeichneten Pol des Makrogameten zu finden sind. Das hyaline Plasma des kleinen Empfängnishöckers setzt sich in das Innere des Makrogameten bis zum Kern fort; da es schwer wahrzunehmen ist, macht sich bei schwacher Vergrößerung und bei nicht sehr günstiger Abblendung bei der Ansicht von oben nur ein heller Fleck, im optischen Längsschnitt von der Seite eine helle Einstülpung bemerkbar, die man als Mikropyle ansehen könnte.

Es ist nicht schwierig, den Befruchtungsvorgang selbst direkt am lebenden Objekt zu beobachten, und ich habe dieses höchst interessante Schauspiel wiederholt genossen. Ich muß sagen, daß es zu den anziehendsten mikroskopischen Genüssen gehört, die mir die Protozoen bisher geboten haben. Bevor ich darauf eingehe, müssen wir aber noch die Frage erörtern, wann und wie die Mikrogameten die Makrogameten aufsuchen und finden. Gerade mit dieser Frage habe ich mich bei unserem Coccidium recht lange beschäftigt und glaube auch einige positive Angaben machen zu können.

Schon im vorigen Kapitel habe ich erwähnt, daß stets schon schwärmende Mikrogameten im Darminhalt zu finden sind, wenn die Makrogameten erst zur Reifung schreiten. Wenn man unreife Makrogameten im Gesichtsfeld hat, so kann man häufig ganz in der Nähe zahlreiche Mikrogameten sich umhertummeln sehen, die gar keine Notiz von dem Makrogameten nehmen, sie bewegen sich an ihm vorbei und huschen durch das Gesichtsfeld, ohne daß ihre Bahn irgend wie von demselben beeinflußt wird. Ganz anders wird die Sache, sobald die Teilstücke des Karyosoms auf der Oberfläche des Makrogameten bei der Reifung erscheinen. Sobald diese glänzenden Tröpfchen ausgetreten sind, werden plötzlich alle in der Nähe befindlichen Mikrogameten, wie von einem Magneten, angezogen, sie stürzen mit beschleunigter Geschwindigkeit von allen Seiten auf dem kürzesten Wege zum Makrogameten heran und umwimmeln denselben eine Zeitlang rings umher, keine Stelle seiner Oberfläche wird zunächst bevorzugt. Ich habe festzustellen versucht, auf welche Entfernung diese Anziehungskraft auf die Mikrogameten wirkt, aber recht verschiedene Zahlen gefunden, die kürzeste Entfernung, bei der ich keine Anziehung beobachtete, betrug in einem Falle 48 μ, die weiteste, bei der noch eine Ablenkung des Mikrogameten von seiner Bahn bemerkbar war, 130 μ. Interessant war es mir oft, zu beobachten, wie plötzlich sich die Einwirkung des Makrogameten äußerte; z. B. ein Mikrogamet wimmelte ganz ziellos in einiger Entfernung vom Makrogameten umher, der letztere hatte schon etwa vor 10 Minuten sein Karyosom ausgestoßen, da bemerke ich, wie mit einem Ruck der Mikrogamet still steht und dann sofort in gerader Linie sich auf den Makrogameten zubewegt. Er war also offenbar bei seinen Bewegungen zufällig in die Wirkungssphäre des Makrogameten geraten. Wie stark diese Anziehungskraft wirkt, geht aus folgender Beobachtung hervor: Der reife Makrogamet lag in einer Gruppe von Epithelzellen versteckt, selbst durch diese bohrten sich die Mikrogameten hindurch und gelangten auf ziemlich geradem Wege zur Oberfläche des Makrogameten. Das Zusammenfallen der Ausstoßung des Karyosoms und der Beginn der Mikrogametenanziehung führten mich natürlich auf den Gedanken, daß die Vorgänge in ursächlichem Zusammenhang miteinander stehen könnten, was durch meine weiteren Beobachtungen mir noch wahrscheinlicher wurde. Meist finden sich nämlich die Karyosompartikel über die ganze Oberfläche des Makrogameten zerstreut, in allen diesen Fällen waren auch die Mikrogameten über die ganze Oberfläche verbreitet. In wenigen Fällen fand ich dieselben aber nur auf einer Seite, und hier waren auch die tanzenden Mikrogameten nur auf dieser Seite zu beobachten. Von besonderer Beweiskraft war folgende Beobachtung: Im Gesichtsfeld lag ein bohnenförmiger Makrogamet und in etwa 20 μ Entfernung ein Mikrogametocyt, der soeben auf seiner Oberfläche die Mikrogameten bildete; dieselben zeigten schon die langsamen Bewegungen, die ihrer vollständigen Ablösung von dem Restkörper vorausgehen. Während der Beobachtung vollzog sich die Reifung des Makrogameten, das Karyosom wurde ausgestoßen, doch durch Zufall nur in wenige Teile zerstückelt, die alle nach der dem Mikrogametocyten abgekehrten Seite austraten. Es vergingen ca. 10 Minuten, da lösten sich plötzlich alle fertigen Mikrogameten (wenige noch unreife blieben zurück) von dem Restkörper ab und bewegten sich auf den Makrogameten zu.

Anfangs tummelten sie sich auf der nächstliegenden Seite umher, nach wenigen Minuten hatten sich aber alle auf die andere Seite, wo die Karyosomreste lagen, begeben und bewegten sich zwischen denselben umher. Hieraus scheint mir mit großer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß die Anziehung von den Teilen des ausgestoßenen Karyosoms ausgeübt wird. Ich stelle mir diesen Vorgang in ähnlicher Weise vor, wie nach den schönen Untersuchungen Pfeffers die Apfelsäure auf die männlichen Schwärmer des Farnkrauts durch Chemotaxis anziehend wirkt. Wir haben ja gesehen, daß die Karyosomteile nach ihrer Ausstoßung schnell aufgelöst werden; die hierbei frei werdende Substanz verbreitet sich allmählich, an Konzentration nach der Peripherie der Ausbreitungssphäre abnehmend, im Darmsaft. Sobald die Mikrogameten, die, wie wir annehmen wollen, eine Affinität zu dieser Substanz besitzen, in ihre Ausbreitungssphäre gelangen, werden sie durch die differenten Konzentrationsgrade, welche ihren Körper treffen, so gerichtet, daß die vordere Spitze in die stärker konzentrierte Schicht zu liegen kommt, wobei sie die Richtung nach der Reizquelle erhalten, welcher sie zustreben, so lange an ihrem Vorderende stärkere Konzentrationsgrade sich befinden als am Hinterende[1]).

Im Hinblick auf diesen Gedankengang ist die Tatsache von Interesse, daß die Zahl der Mikrogameten, welche sich um einen Makrogameten versammeln, begrenzt ist. Ich habe zahlreiche Präparate durchgesehen, um die Höchstziffer der sich versammelnden Mikrogameten festzustellen. Der Durchschnitt beträgt 12—14, die höchste Zahl fand ich in nur drei Fällen mit 18 Mikrogameten erreicht. Beobachtet man am lebenden Objekt solche Stadien, wo 14—18 Mikrogameten bereits den Makrogameten umgeben, so bemerkt man leicht, daß zufällig in die Nähe kommende Mikrogameten nicht mehr angezogen werden, sondern ruhig ihre Bahnen weiter ziehen. Die Erklärung für dieses merkwürdige Verhalten ist vielleicht darin zu suchen, daß die bei der Auflösung der Karyosomstücke frei werdende Substanz von den Mikrogameten wieder gebunden wird und daß hierzu die Zahl von 14—18 derselben genügt. — Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich zur eigentlichen Befruchtung. Während die Mikrogameten, angelockt durch die Karyosomtröpfchen, den Makrogameten umschwärmen, rundet sich dieser kuglig ab, sein Kern rückt nach der Peripherie, und der Empfängnishügel wird gebildet, wie ich dies oben geschildert habe; während dieser Vorgänge sind die Karyosomtröpfchen ganz aufgelöst und verschwunden; diese beiden Prozesse, die Vorbereitungen des Makrogameten zum Empfang der Mikrogameten und die Auflösung der Karyosomteile, gehen also Hand in Hand und dauern ungefähr $^1/_2$ Stunde. Sobald der Kern des Makrogameten nach der Peripherie gerückt ist, sammeln sich die bisher zerstreuten Mikrogameten alle an der Stelle der Oberfläche, welcher der Kern am nächsten liegt. Es scheint also auch hier wieder eine anziehende Wirkung von der Kernsubstanz ausgeübt zu werden. Die Mikrogameten sind alle mit ihren Spitzen auf den Empfängnishügel zu gerichtet. Sobald nun ein Mikrogamet den letzteren mit seiner Spitze berührt, bleibt er daran kleben, und das hyaline Protoplasma zieht sich zurück, den Mikrogameten mit sich ziehend. Durch die hierbei entstehende kleine Einsenkung zwängt sich nun der Mikrogamet mit Hilfe seiner nach hinten gerichteten Geißeln und durch Knickbewegungen seines Körpers in das Innere des Makrogameten hinein. Die kleine, trichterartige Einsenkung ist gerade nur so breit, daß der Körper eines Mikrogameten sich hindurchdrängen kann. Es dringt daher auch stets nur ein einziger Mikrogamet ein. Fig. 71 und 72 zeigen zwei Stadien dieses Prozesses nach dem Leben, Fig. 79 nach einem Präparat. Hier bemerkt man, daß der weibliche Kern schon wieder anfängt sich nach der Mitte der Zelle zurück-

[1]) Cf. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, S. 97.

zuziehen. Er hat sich nach der Mitte in eine Spitze ausgezogen, und seine Maschen beginnen eine längsstreifige Anordnung anzunehmen.

Nachdem der Mikrogamet ganz in den Makrogameten eingedrungen ist, wird die Mikropyle, d. h. die trichterartige Einsenkung, durch die er seinen Weg genommen hatte, durch einen kleinen Pfropf einer etwas stärker lichtbrechenden Substanz sofort verschlossen (Fig. 73 u. 80), und gleichzeitig tritt auf der ganzen Oberfläche eine hyaline Schicht auf, die, anfangs kaum wahrnehmbar, allmählich an Lichtbrechungsvermögen zunimmt und in kurzer Zeit die ganze Zelle als dichte Membran umhüllt (Fig. 73 u. 80).

Die ausgesperrten Mikrogameten stellen nun allmählich ihre Bewegungen ein und legen sich auf der Oberfläche des Makrogameten um die verstopfte Mikropyle zur Ruhe; hierbei nehmen sie bei unserer Form stets eine charakteristische ringförmige Lagerung an, wie Fig. 72*a* und *b* es bei der Ansicht von oben zeigen. Sie liegen alle auf der Seite und haben ihre konkave Unterseite der Mikropyle zugewandt. Sie gehen hier langsam zugrunde und verschmelzen hierbei zu einem unregelmäßigen Chromatinklumpen, den man noch lange auf der Oberfläche der Cyste findet (Fig. 84); schließlich wird er aber auch aufgelöst.

Der eingedrungene Mikrogamet krümmt sich, nachdem er mit seiner Spitze den Kern des Makrogameten erreicht hat, zu einem Knäuel zusammen und lagert sich der Oberfläche des weiblichen Kerns auf (Fig. 73 u. 80), niemals dringt er in denselben ein; schließlich ist nichts mehr von seiner ursprünglichen Gestalt zu entdecken, er stellt beim lebenden Objekt einen stark lichtbrechenden, beim gefärbten einen stark tingierbaren, unregelmäßigen, kompakten Klumpen dar. Der weibliche Kern hat sich noch mehr in die Länge gestreckt und die Mitte der Zelle erreicht, die Anordnung des Chromatingerüstes in parallelen Längsreihen, die nach den beiden Polen des spindelförmigen Körpers konvergieren, ist noch regelmäßiger geworden, und diese Längsreihen markieren sich auch recht deutlich am lebenden Objekt (Fig. 73 u. 80). Der ganze Befruchtungsprozeß hat sich von dem Beginn des Eindringens des Makrogameten bis zu diesem Stadium etwa in dem Zeitraum von einer Stunde abgespielt. Die vollständige Verschmelzung der beiden Kerne erfolgt nun so langsam, daß man sie nicht direkt verfolgen kann; ich habe das in Fig. 73 gezeichnete Stadium zwei Stunden beobachtet, ohne eine Veränderung wahrzunehmen. Doch sind diese Stadien mit dem lang gestreckten weiblichen Kern so leicht zu erkennen, daß man bei der Kombination der nun folgenden Stadien keinen Irrtum begehen kann.

Der männliche Kern lockert sich allmählich durch Flüssigkeitsaufnahme auf und nimmt körnige Struktur an (Fig. 74 u. 81), das hyaline Plasma, welches ihn umgab, ist verschwunden, und die plastischen Granula treten bis zu seiner Oberfläche heran. Auch die Andeutung der Mikropyle ist nicht mehr wahrzunehmen, die dicker gewordene Cystenhülle liegt glatt der ganzen Oberfläche auf, und nur das Konglomerat der abgestorbenen Mikrogameten deutet noch die Stelle an, wo die Invasion ihres begünstigten Genossen stattgefunden hat. Der weibliche Kern ist noch mehr in die Länge gestreckt und erreicht mit seiner Spitze schon beinahe die Oberfläche.

Der männliche Kern lockert sich immer mehr auf und nimmt allmählich die streifige Struktur des weiblichen an; er verschmilzt vollständig mit ihm, und es wird von den beiden Kernen eine langgestreckte Spindel gebildet, die mit ihren Spitzen die gegenüberliegenden Cystenwände berührt (Fig. 75 u. 82). Nur der Mikrogametenhaufen deutet noch den männlichen Pol dieser Spindel an, an ihrer Struktur sind keine Differenzen mehr wahrzunehmen; die Maschenzüge erstrecken sich kontinuierlich von einem Pol zum anderen. Diese eigentümliche

Kernfigur ist schon von anderen Autoren (Schneider, Labbé u. a.) gesehen worden, aber natürlich nicht richtig erkannt. Sie wurde stets als Kernteilungsspindel gedeutet, womit sie gar nichts zu tun hat, und galt als Beweis für das Vorkommen echter Karyokinese bei den Coccidien. Labbé hatte sogar Centrosomen bei solchen Spindeln entdeckt, die schon Siedlecki [98] als Kunstprodukte zurückgewiesen hat.

Mit der vollständigen Verschmelzung der Kerne ist die Kopulation vollendet und die Oocyste ausgebildet.

Recht abweichend stellt sich der Befruchtungsvorgang bei Coccidium lacazei dar. Schon bei Besprechung des Reifungsprozesses wurde erwähnt, daß hier das Karyosom nicht ausgestoßen wird, sondern während der Befruchtung im Kern bleibt. Es blieb mir hier daher rätselhaft, wie die Mikrogameten die Makrogameten auffinden. Hier versammeln sie sich aber auch in abweichender Weise ganz allmählich, und man findet noch jugendliche, nicht erwachsene Makrogameten schon häufig von Mikrogameten umringt. Das Eindringen des Mikrogameten erfolgt dann in derselben Weise wie bei Coccidium schubergi (auch Klossia und Coccidium proprium verhalten sich nach Siedlecki ähnlich). Die Kopulationsstadien sind aber leicht durch die Gestalt und den Besitz des Karyosoms von denen des Coccidium schubergi zu unterscheiden; bei letzterem ist die Copula kuglig, bei Coccidium lacazei stets in Gestalt eines länglichen Rotationsellipsoids (cf. die Figur in Siedleckis und meiner vorläufigen Mitteilung, 97). Bei Adelea weicht die Kopulation ganz ab, indem hier schon die Mutterzellen der Mikrogameten die Makrogameten vor deren Reifung aufsuchen und dann auf ihrer Oberfläche vier Mikrogameten bilden, von denen nur einer eindringt (cf. Siedlecki, 99). Bei allen bisher genauer untersuchten Coccidien [Klossia octopiana (Siedlecki, 98), Coccidium lacazei und schubergi (Schaudinn), proprium (Siedlecki, 78), Adelea ovata (Schaudinn und Siedlecki, 97)] zeigen sich mancherlei Differenzen bei der Befruchtung, die uns warnen müssen, Einzelbeobachtungen bei den Protozoen zu verallgemeinern. Nur das Stadium der merkwürdigen Kopulationsspindel (Fig. 82) findet sich in übereinstimmender Weise bei den erwähnten Formen. Leider vermögen wir über seine Bedeutung nichts Sicheres auszusagen.

9. Die Bildung der Sporocysten.

Nachdem der männliche und weibliche Kern innerhalb des Makrogameten vollständig verschmolzen sind, bleibt der Kern der Copula noch eine beträchtliche Zeit im Ruhezustand. Die Cystenhülle wird immer dichter und undurchlässiger, was sich nicht nur durch ihr stärker werdendes Lichtbrechungsvermögen dokumentiert, sondern auch durch die schwere Färbbarkeit der Cysten auf diesem Stadium (man muß meistens 2—3 Tage lang färben) bewiesen wird. Meist verlassen die Sporonten schon in diesem Zustand, wenn der Kern noch die lang gestreckte spindelförmige Gestalt besitzt, den Darm des Wirtes mit den Fäkalien und machen die Sporogonie außerhalb desselben durch. Wenn man die Faeces mit den Cysten in eine feuchte Kammer bringt, kann man die Bildung der Sporocysten und Sporozoiten kontinuierlich verfolgen. Sie vollzieht sich in einer Zeit von 2—3 Tagen. Ein Teil der Sporonten macht aber seine ganze Entwicklung bis zur Ausbildung der Sichelkeime im Darmkanal des Wirtes durch. Manche Makrogameten sitzen tief im Darmepithel, wir haben aber gesehen, daß auch hierhin die Mikrogameten sich durcharbeiten und dieselben befruchten. Solche Formen machen ihre ganze Entwicklung im Epithel durch und gelangen erst allmählich mit der Regeneration des letzteren in das Lumen des Darms und dann in die Außenwelt. Ich habe nur an den nach außen gleich zu Anfang abgelegten

Cysten die Sporogonie im Leben verfolgt, mich aber auf Präparaten überzeugt, daß sie im Darm in derselben Weise verläuft.

In der abgelegten Cyste behält der Kern meist noch 24 Stunden die spindelförmige Gestalt bei. Manche Cysten bleiben überhaupt auf diesem Stadium stehen und gehen dann allmählich zugrunde, während dicht neben ihnen gelegene sich weiter entwickeln. Es ist wenig wahrscheinlich, daß diese Entwicklungshemmung durch äußere Verhältnisse bedingt ist. Leider habe ich die Gründe hierfür nicht ausfindig machen können, denn auch in ihrem Innern zeigten die Cysten keine wahrnehmbare Abweichung von dem normalen Bau.

Daß auch bei der normalen Entwicklung der Kern so lange die spindelförmige Gestalt beibehält, ist schwer zu erklären. Man könnte daran denken, daß die vollständige Vermischung der männlichen und weiblichen Kernbestandteile so lange Zeit in Anspruch nimmt, denn auch bei der Befruchtung der höheren Tiere dauert die vollständige Verschmelzung der Kernbestandteile in manchen Fällen (z. B. Copepoden nach Häcker) sehr lange. Dort sind aber auch die mütterlichen und väterlichen Kernbestandteile in dem Kopulationskern noch zu unterscheiden, hier aber nicht mehr, auch zeigt die Spindel keinerlei Umlagerungen und Veränderungen in ihrem Innern, sondern sie scheint vollständig in Ruhe zu verharren. Erst nach ungefähr 24 Stunden beginnt sie sehr langsam ihre Gestalt zu verändern. Doch geschieht dies so allmählich, daß man es nicht mit dem Auge verfolgen kann. In einem Zeitraum von 3—4 Stunden zieht sich die Spindel im Zentrum der Cyste zu einem kugligen Kern zusammen, hierbei werden die spitzen Pole allmählich flacher, die Längsstreifung, die durch eine parallele Anordnung der Maschenzüge bedingt ist, verschwindet, und das Netzwerk nimmt eine unregelmäßige Konfiguration an (Fig. 83). Eine Kernmembran ist während des ganzen Prozesses nicht zu erkennen. Solange der Kern Spindelgestalt besaß, war er aber wenigstens scharf begrenzt (Fig. 82), diese Begrenzung verschwindet bei der Zusammenziehung, es macht schließlich den Eindruck, als ob die Kernsubstanzen in einer mit heller Flüssigkeit gefüllten Höhle flottierten (Fig. 83). Ich erkläre mir dieses Bild als dadurch entstanden, daß das Maschen- oder Alveolenwerk des Linins bei seiner Zusammenziehung Kernsaft abgegeben hat, der nicht sofort in das zähere Protoplasma abfließen kann. Hierfür spricht auch, daß im Zentrum des Kerns die Lininmaschen am engsten sind und die Chromatinkörnchen am dichtesten gedrängt liegen, während gegen die Peripherie hin die Struktur immer lockerer wird. Im Leben ist auf diesem Stadium der Kern wegen des hellen Hofes außerordentlich deutlich zu erkennen, ein Beweis, daß diese Flüssigkeitsansammlung nicht ein durch die Konservierung hervorgerufenes Kunstprodukt ist. Die Zusammenziehung der Kernsubstanzen schreitet immer weiter fort, allmählich wird auch der helle Hof kleiner, d. h. das körnige Protoplasma rückt näher an das Lininmaschenwerk heran, was wohl dadurch erklärt werden kann, daß der Kernsaft langsam in das Protoplasma eindringt; das Maschenwerk des Kerns wird dichter und gleichmäßiger, und schließlich wird auch die Abgrenzung desselben gegen das Protoplasma wieder deutlicher. Die Gesamtmasse des Kerns nimmt nun kaum die Hälfte des früheren Raums ein (Fig. 84).

Jetzt rückt der Kern an die Peripherie der Zelle (Fig. 85) und macht eine Reihe merkwürdiger Veränderungen durch, bevor er zur Teilung schreitet. Die Chromatinkörnchen beginnen sich in mäandrischen Reihen anzuordnen (Fig. 91) und innerhalb derselben miteinander zu verschmelzen; sie formen auf diese Weise ein lockeres Fadenknäuel (Fig. 92). Die Lininstruktur verschwindet allmählich; es scheint, daß diese Substanz beim Aufbau des Chromatinfadens als Grundsubstanz verwendet wird, das Chromatin verdeckt sie aber ganz. Der dünne, lange, vielfach aufgeknäuelte Chromatinfaden zieht sich nun stark zusammen, er wird hierbei sehr dick

und bildet schließlich nur 5—6 Windungen. Fig. 86 und 93 zeigen dieses auffallend grobe Knäuel, das auch im Leben sehr deutlich hervortritt. Nach den bisherigen Umlagerungen der Kernsubstanzen konnte man meinen, daß der Kern sich zu einer typischen Mitose vorbereite, die Bildung des Fadenknäuels zeigt die größte Übereinstimmung mit der Spirembildung bei der Karyokinese der höheren Tiere. Die weiteren Kernveränderungen sind aber nun ganz abweichend. Der dicke Chromatinfaden zerfällt in eine Anzahl ganz verschieden großer Chromatinbrocken, zwischen denen wieder ein achromatisches Netzwerk sichtbar wird (Fig. 94). Die größeren Chromatinkörper teilen sich in kleinere, bis alle ungefähr die gleiche Größe haben, das Lininmaschenwerk wird gleichmäßiger, und schließlich ist der Zustand erreicht, auf welchem der Kern sich schon vor der Knäuelbildung befand (Fig. 95). Der einzige erkennbare Unterschied besteht darin, daß jetzt die Kernstruktur etwas gröber ist als vorher. Die Chromatinkörner sind etwas größer und weniger zahlreich.

Während diese Kernveränderungen stattgefunden haben, sind auch im Protoplasma Umlagerungen vor sich gegangen. Die kleinen, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Körnchen, die bereits früher erwähnt wurden (Fig. 79—84) waren, solange der Kern im Zentrum (Fig. 83 und 84) lag, durch das ganze Protoplasma zerstreut. Als der Kern an die Peripherie rückte, begannen sie sich zu kleinen Gruppen zu vereinigen (Fig. 85), die dann alle zu einem einzigen Haufen im Zentrum der Zelle zusammenrückten (Fig. 86). Hier bleiben sie bis zur Teilung der Zelle in die Sporocysten liegen (Fig. 87—90, 99*a*).

Bei der nun erfolgenden Kernteilung bleibt der Kern an der Oberfläche der Zelle. Er streckt sich in die Länge und zwar stets in tangentialer Richtung, das Maschenwerk des Linins ordnet sich hierbei in parallelen Längszügen an, wie dies ja von zahlreichen Protozoenkernen schon bekannt ist (Fig. 87 u. 96). Bei der weiteren Längsstreckung nimmt der Kern hantelförmige Gestalt an (Fig. 88 u. 97). Das Verbindungsstück wird immer dünner, hierbei krümmt sich die Hantel, wie Fig 89 es zeigt, bis sie parallel zur Oberfläche liegt, und schnürt sich schließlich in zwei gleiche Hälften durch. Nach der Durchschnürung ist sofort in den beiden Tochterkernen die streifige Anordnung des Lininmaschenwerks verschwunden (Fig. 98). Der von der Durchschnürung herrührende Zipfel wird langsam eingezogen, und die beiden Kerne runden sich ab, um alsbald wieder zur Teilung zu schreiten, die genau so wie die eben beschriebene verläuft. Charakteristisch ist auch für diese Teilung, daß die Kerne sich in tangentialer Richtung in die Länge strecken, doch so, daß ihre beiden Längsachsen aufeinander senkrecht stehen. Im Hantelstadium bilden die beiden Kerne daher eine kreuzförmige Figur, wenn man sie von oben betrachtet, die vier Tochterkerne liegen dann gleichmäßig verteilt in den Quadranten des Kreises (Fig. 90).

Die hier geschilderte Kernteilung unterscheidet sich wesentlich von der bei der Schizogonie beschriebenen. Hier fehlt das Karyosom und die Zwischenkörper. Überhaupt verläuft die Kernteilung einfacher, sie erinnert am meisten an die Teilung des Makronucleus mancher Infusorien, bei der auch eine Längsstreifung, die von einer Anordnung der Kernsubstanzen in parallelen Reihen herrührt, sich bemerkbar macht. Auch mit der Kernteilung von Ceratium, wie sie durch Lauterborn [95] beschrieben ist, wäre sie zu vergleichen.

Schon während der Kernteilung hat sich der Inhalt der Cyste etwas kontrahiert (Fig. 90), es ist zwischen Protoplasma und der Cystenhülle ein schmaler, mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum aufgetreten, der sich allmählich vergrößert. Erst nach vollendeter Kernteilung, nachdem die vier Tochterkerne sich abgerundet haben, beginnt die Teilung des Protoplasmas. Die Bildung der Sporoblasten erfolgt durch gleichzeitigen Zerfall in vier Teilstücke. Diese Art der

Zellteilung, die am meisten Ähnlichkeit mit der superfiziellen Furchung der Metazoeneier hat, ist charakteristisch für die Sporoblastenbildung der Coccidien überhaupt, wie die neueren Beobachter übereinstimmend angeben. Die abweichenden Angaben der älteren Forscher, wie Stieda [65], Balbiani [84], L. Pfeiffer [88] u. a., die bei Coccidium behaupteten, daß der Cysteninhalt erst in zwei und dann erst in vier Stücke geteilt wird, können nicht auf Beobachtungen beruhen, sondern nur Annahmen sein. Schuberg gebührt das Verdienst, zuerst hierauf hingewiesen zu haben, er sagt: „Man muß die Bildung der Sporoblasten als Teilung und nicht als Knospung auffassen. Diese Ansicht stimmt mit dem überein, was von anderen Coccidien bekannt ist, und schließt auch näher an den Teilungsmodus der Gregarinen an, wo ja ebenfalls eine simultane Sporenbildung stattfindet.“ Ich habe die Teilung des Cysteninhalts zweimal am lebenden Objekt verfolgt. Dieselbe erfolgt bei Coccidium schubergi sehr langsam. In beiden Fällen war die Abschnürung der Sporoblasten erst 3 Stunden nach vollendeter Kernteilung beendigt. Während der ersten 2 Stunden macht das Protoplasma nur sehr träge amoeboide Bewegungen, in der Art, daß sich fast unmerkbar an einer Stelle der Oberfläche eine sanfte Erhebung hervorwölbt und dann wieder eingezogen wird, um an einer anderen Stelle aufzutreten. Bei diesem wechselnden Spiel hat man den Eindruck, als ob die Zelle wiederholt Anläufe nimmt, um sich zu furchen, es aber nicht fertig bringt. Schließlich bleibt aber doch ein solcher Buckel bestehen, es gesellen sich allmählich drei weitere hinzu, und die Furchung beginnt. Während dieser Vorgänge auf der Oberfläche der Zelle sind auch im Innern des Plasmas Veränderungen vor sich gegangen. Schon während des Auseinanderrückens der vier Tochterkerne treten zwischen den stark glänzenden „plastischen Granula“ kleine, viel blassere Tröpfchen auf, so unmerklich, daß man ihre Entstehung nicht verfolgen kann. Während diese homogenen, hellen Kügelchen an Menge zunehmen, nehmen die dunklen plastischen Granula ab; es scheint demnach, als ob sie auf Kosten der letzteren entständen und vielleicht nur Umwandlungsprodukte derselben sind. Anfangs sind diese Gebilde nicht größer als die plastischen Granula; sie liegen stets in den zentralen Teilen der Zelle, nie an der Oberfläche. Bei den amoeboiden Bewegungen des Plasmas werden die Bestandteile desselben durch sehr langsame Strömungen hin und her verlagert. Es ist nun sehr interessant, daß hierbei die vier Kerne nicht nur ihre gleichmäßigen Abstände, sondern auch ihre Lage genau beibehalten, wie ich mich mit Hilfe des Okularmikrometers überzeugen konnte. Anders die kleinen, hellen Tröpfchen: sie werden hin und her geschoben und kommen miteinander in Berührung; sobald dies geschieht, verschmelzen sie miteinander zu größeren Kugeln. Diese Verschmelzungen vollziehen sich so lange, bis schließlich alle Kugeln sich zu acht großen sphärischen Körpern vereinigt haben, die sich während der Verschmelzungen allmählich regelmäßig auf die Quadranten des Zellkörpers verteilt haben, und zwar liegen neben jedem der vier Zellkerne zwei Kugeln, wie es Fig. 77 zeigt. Diese regelmäßige Anordnung der Kugeln fällt stets mit dem Beginn der Abfurchung der Sporoblasten zusammen (Fig. 77). Die physiologische Bedeutung dieses merkwürdigen Zusammentreffens ist mir vollkommen unklar geblieben.

Die vier Buckel sind zu anfang der Abschnürung über Kreuz gestellt (Fig. 77) und die Furchen anfangs meridional; bei der weiteren Durchschnürung geht aber mit der Gestaltveränderung der vier Teilstücke auch eine Verlagerung derselben vor sich. Schuberg [95] hat die Lage der Sporoblasten bei den Coccidien der Maus recht gut beschrieben, und ich kann mich seinen Beobachtungen auch bezüglich meiner Form anschließen (cf. Fig. 77 u. 78).

Wir haben früher gesehen, daß die mit Hämatoxylin stark färbbaren Körnchen sich im Zentrum der Zelle zu einem Haufen vereinigten (cf. Fig. 85—90). Bei der Trennung der vier

Sporoblasten bleibt dieser Körnerhaufen im Zentrum der Cyste als kleiner, unregelmäßig gestalteter Restkörper zurück (Fig. 78 u. 99*a*). Die Färbbarkeit dieser Körner nimmt schnell ab, und sie lösen sich schließlich ganz auf, so daß bald nichts mehr von einem Restkörper in der Cyste zu entdecken ist. Dieses Verschwinden desselben erklärt die voneinander abweichenden Angaben der Autoren, indem die einen Stadien vor, die anderen nach der Auflösung desselben vor sich gehabt haben. Außer diesen feinen, hämatoxylinophilen Granula finden sich auch zwischen den vier Sporoblasten und zwischen ihrer Oberfläche und der Cystenhülle zerstreut plastische Granula, die bei dem Furchungsprozeß aus dem Plasma ausgetreten sind und nun allmählich verschwinden (Fig. 78, 99 u. 99*a*).

Die Sporoblastenbildung von Coccidium lacazei erfolgt in ähnlicher Weise, die Kernteilung ebenso. Die Cyste ist aber stets leicht von der des Coccidium schubergi zu unterscheiden; sie besitzt nämlich ovale Gestalt, während sie hier kuglig ist. Die länglichen Sporoblasten liegen in der Cyste mit ihren Längsachsen parallel zur Längsachse desselben (cf. die Figur in Siedleckis und meiner vorläufigen Mitteilung, 97).

Auffallend gegenüber anderen Coccidien ist bei Coccidium schubergi die Schnelligkeit, mit welcher der ganze Prozeß der Sporoblastenbildung abläuft. Während Schuberg [95] bei den Mäusecoccidien eine Dauer von vier Tagen für diese Entwicklung angibt, konnte ich dieselbe in vier Stunden verfolgen. Bei Coccidium lacazei habe ich die Zeit noch nicht festgestellt; da aber bei dieser Form die Sporozoitenbildung ebenso wie bei Coccidium schubergi schon in 2—3 Tagen nach der Entleerung aus dem Wirt vollendet ist, dürfte auch die Sporoblastenentwicklung nicht länger dauern als bei dieser Art.

Sobald die Abgrenzung der Sporoblasten voneinander vollendet ist, strecken sich dieselben in die Länge und nehmen die Gestalt eines Rotationsellipsoids an. Der Kern liegt in der Mitte und zeigt denselben Bau wie zu Beginn der Plasmateilung. Die hellen Kugeln, deren Bildung oben geschildert wurde, sind zu je zwei auf die vier Sporoblasten verteilt und liegen ganz regelmäßig zu beiden Seiten des Kernes, wie Fig. 99 es zeigt. Sie sind inzwischen noch etwas größer geworden. Bald nach der Isolierung der Sporoblasten macht sich auf ihrer Oberfläche eine feine doppelte Kontur bemerkbar, die allmählich dicker wird und sich von der Oberfläche abhebt, sie macht den Eindruck einer zarten Gallerthülle (Fig. 100, 103—108); erst nach Bildung dieser äußeren Hüllschicht (Exospore) scheidet der Sporoblast eine der Oberfläche dicht aufliegende, stark lichtbrechende Membran ab (Endospore) und entwickelt sich damit zur Sporocyste (Fig. 103). Schon auf diesem Stadium bemerkt man eine starke Abnahme der plastischen Granula, die augenscheinlich bei diesen formativen Vorgängen allmählich verbraucht werden. Die zarte äußere Hüllschicht der Sporocyste (das Exospor) ist an Kanadabalsampräparaten, wegen ihres geringen Lichtbrechungsvermögens, nicht wahrzunehmen, deutlich aber in Glyzerin und essigsaurem Kali. Sie färbt sich ebenso wenig wie das Endospor (die dicke Cystenmembran) mit irgendeinem der von mir angewandten Farbstoffe. Wenn man die Cysten zerdrückt, so kann man die Sporocysten isolieren, das Exospor wird hierbei stets zerstört, es besitzt weiche Konsistenz und zerfließt; ich halte es für gallertig und glaube, daß es zur Suspendierung der Sporocysten im Cystenraum dient. Léger [98c] hat diese Hüllschicht bei Coccidium lacazei schon gesehen und abgebildet.

10. Die Sporozoitenbildung.

Die Teilung des Sporocysteninhaltes in zwei Sporozoiten dauert länger als die Sporoblastenbildung. Ich habe die Zeit auf ca. 10 Stunden berechnet. Sie beginnt mit der Kern-

teilung, die mit der Ausbildung eines großen Restkörpers, der zwischen den beiden Sporozoiten liegen bleibt, Hand in Hand geht. Die beiden blassen Kugeln neben dem Kern stellen nämlich die Anlagen des Restkörpers dar. Der Kern liegt in der Äquatorialebene, und es beginnt, sobald die Cystenhülle abgeschieden ist, alsbald die Teilung; er streckt sich in die Länge, nimmt Hantelgestalt an und schnürt sich in zwei Hälften durch. Die feineren Vorgänge hierbei sind genau dieselben wie bei der Kernteilung, die zur Sporoblastenbildung führt. Während die Kernteilung beginnt, ziehen sich die beiden Restkörperanlagen in einander zugewendete Spitzen aus, deren Lage aus Fig. 104 ersichtlich ist. Wenn man die Sporocysten in diesem Zustand unter dem Deckglas zerdrückt, kann man die beiden Restkörperanlagen isolieren; sie sind sehr zähflüssig und lassen sich breit drücken, ohne zu zerfallen, kehren bei Aufhören des Druckes aber nicht in ihre frühere Gestalt zurück, sind also nicht elastisch. Eine Färbung derselben konnte ich mit den verschiedenen von mir angewandten Farbstoffen nicht erzielen. In verdünnten Säuren sowohl wie in konzentrierten lösen sie sich auf. Bei Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure und Salzsäure ist vor ihrer Auflösung eine starke Quellung derselben zu beobachten. Diese Quellbarkeit scheint die Ursache zu sein, daß bei dem Hineingelangen der Cysten in den Darmkanal eines neuen Wirtstieres die Sporocysten gesprengt werden.

Der Kern stellt sich bei seiner Teilung etwas schief zur Äquatorialebene ein (Fig. 104), parallel mit den schräg gegenüberliegenden Flächen der Restkörperanlagen. In Fig. 102 ist die Teilung des Kernes eben vollendet. Die Restkörperanlagen liegen mit einer Fläche der Cystenwand dicht an, aber auf entgegengesetzten Seiten. Diese Lagerung und das Verhältnis zu den Kernen ist nicht leicht zu erkennen. Die Fig. 102 und 102*a*—*e* stellen die Resultate meiner hierauf bezüglichen Untersuchungen dar. Fig. 102*a*—*e* sind fünf aufeinanderfolgende Schnitte durch die in Fig. 102 in toto gezeichnete Sporocyste. Die Richtung der fünf Schnitte ist durch fünf Linien mit den Buchstaben *a*—*e* bezeichnet, die den Fig. 102*a*—102*e* entsprechen. Ich glaube, daß aus diesen Figuren die Lagerung der Restkörperanlagen und der Kerne ohne weitere Erklärung verständlich ist. Man bemerkt an den Querschnitten, daß die plastischen Granula nur noch die peripheren Teile der Cyste einnehmen, während die inneren Teile von einem alveolären Plasma gebildet werden.

Die beiden Kerne rücken nun auf entgegengesetzten Seiten der Restkörperanlagen nach den Polen (Fig. 105), während die Restkörper von den Polen weg nach dem Zentrum näher aneinander rücken und schließlich mit ihren Spitzen sich berühren und dann verschmelzen (Fig. 106). Nun beginnt die Teilung des Protoplasmas in die beiden Sporozoiten. Der Restkörper nimmt hierbei ovale Gestalt an und liegt genau zentral zwischen den beiden Sichelkeimen. Zwei gegenüberliegende Flächen desselben berühren die innere Oberfläche der Cystenmembran (Fig. 107). Bei der Ausbildung der Sporozoiten, deren Lagerung aus Fig. 107 ersichtlich ist, wird wieder ein Teil der plastischen Granula aus dem Protoplasma ausgeworfen. Sie füllen den Raum zwischen den Sporozoiten und zwischen diesen und dem Restkörper aus und werden allmählich gelöst, auch die wenigen in den Sporozoiten zurückbleibenden Granula verschwinden bald, und das Plasma nimmt eine gleichmäßige, grob alveoläre Struktur an, wie wir es bei den frei gewordenen Sporozoiten bei Beginn dieser Auseinandersetzungen kennen gelernt haben (cf. Fig. 108 u. 1—2). In der Cyste liegen die Sichelkeime mit ihren Vorderenden, die etwas verdickt sind und den Kern beherbergen, an den entgegengesetzten Polen und verlassen auch beim Ausschlüpfen die Cyste in entgegengesetzter Richtung (Fig. 108).

Wie oben erwähnt, scheint das Platzen der Cystenwand durch Quellung des Restkörpers bewerkstelligt zu werden. Die Cysten öffnen sich stets in einer meridionalen, glatten

Linie (Fig. 108), die wohl präformiert ist, obwohl ich sie vorher, trotz vieler Mühe, nicht erkennen konnte. Wenn man die Cysten in den Darmsaft eines frisch getöteten Lithobius bringt, kann man das Platzen der Sporocysten und das Auskriechen der Sporozoiten leicht beobachten. Zunächst entsteht unter der Einwirkung des Darmsaftes ein kreisförmiges, kleines Loch in der Cystenhülle, das wohl auch präformiert gewesen sein muß, obwohl man vorher keine Andeutung derselben bemerkt (Fig. 101). Dann erst platzen die Sporocysten, meist plötzlich mit einem bemerkbaren Ruck. Während vorher die Restkörper glatt und prall waren, sind sie, sobald die beiden Schalenhälften der Sporocysten sich geöffnet haben, runzlig und erhalten ein körniges Aussehen, was vielleicht so zu erklären ist, daß sie stark gequollen waren und nach dem Platzen der Hüllen unter Flüssigkeitsabgabe zusammenfallen (Fig. 108). Die Sporozoiten kriechen aus der Cyste heraus (Fig. 101), und die leeren Cystenhüllen und Restkörper bleiben zurück und sind noch eine Zeitlang im Darmsaft zu beobachten; allmählich werden die Restkörper aber blasser und verschwinden schließlich ganz; es bleiben dann nur die leeren Hüllen übrig, die zusammenfallen, aber nicht aufgelöst werden und wohl dann den Darmkanal des Wirtstieres mit den Faeces verlassen. Das Eindringen der Sporozoiten in die Epithelzellen ist schon zu Anfang dieser Untersuchung geschildert worden.

Unterschiede der Sporozoiten habe ich nicht beobachtet, sie scheinen alle gleich zu sein, wohl aber sind sie von den Merozoiten zu unterscheiden, wie früher bereits ausführlich erörtert wurde[1]). Auf Grund meiner Infektionsversuche habe ich die Überzeugung gewonnen, daß die Sporozoiten im Gegensatz zu den Merozoiten nur zur ungeschlechtlichen Schizogonie, aber nicht zur geschlechtlichen Sporogonie fähig sind[2]). In der ersten Zeit nach der Verfütterung der Cysten fand ich in den infizierten Tieren stets nur Stadien der Schizogonie, erst später trat die Kopulation ein, an die sich Sporogonie schloß. Dieses Resultat stimmt gut mit den sonstigen Erfahrungen an Protozoen überein (Heliozoen, Infusorien). Immer folgt auf die geschlechtlichen Vorgänge eine längere Periode der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, auch im Zellenstaat der Metazoen ist es ja nicht anders.

Auf die Analogie der geschlechtlichen Vorgänge bei den Coccidien und den Infusorien haben wir schon in unserer vorläufigen Mitteilung [97] hingewiesen. Simond [97] spricht sich auch ähnlich aus. Interessanter noch ist die Ähnlichkeit des Zeugungskreises der Coccidien mit dem vieler Daphniden und Rotatorien, auf die Siedlecki [99] bereits aufmerksam gemacht hat. Die Sommereier entstehen hier auf parthenogenetische Weise und sorgen durch schnelle Entwicklung für eine rapide Vermehrung der Individuen in einem günstigen Nahrungsgebiet; die Männchen treten erst auf, wenn die Lebensbedingungen schlechter werden, dann kommt es zur geschlechtlichen Fortpflanzung, und es werden die Wintereier gebildet, die gegen äußere Einflüsse widerstandsfähiger sind und die Erhaltung der Art gewährleisten. Genau so bei den Coccidien; solange im Darm noch günstige Lebensbedingungen vorhanden sind, pflanzen sich diese Organismen auf ungeschlechtliche Weise durch Schizogonie fort; wenn sie sich aber im ganzen Darm ausgebreitet haben und naturgemäß dadurch die Ernährungsverhältnisse schlechter geworden sind, treten die Geschlechtsformen auf, und es kommt zur Bildung der Dauereier oder Oocysten.

---

[1]) Auch bei Adelea sind die Sporozoiten noch nicht in männliche und weibliche differenziert (cf. Siedlecki, 99).

[2]) Anders ist es bei Benedenia, wo die Sporozoiten sich direkt zu Makrogameten entwickeln; hier fehlt die Schizogonie, sie ist wohl sekundär unterdrückt; die Autoinfektion erfolgt hier durch die Sporozoiten, wahrscheinlich in der Weise, daß die Sporocysten aus der Submucosa in den Darm gelangen, hier platzen, worauf die Sporozoiten wieder in das Darmepithel und auch in die Submucosa gelangen (cf. Siedlecki, 98).

Die natürliche Infektion der Lithobien mit den Coccidien.

Wir haben gesehen, daß es gelingt, die Lithobien durch Verfütterung der Coccidiencysten auf künstliche Weise zu infizieren. Wie geschieht aber die natürliche Infektion? Die Lithobien sind Fleischfresser, und ich habe nie beobachtet, daß sie ihren eigenen Kot verzehren, wie es bei vielen alles fressenden Arthropoden vorkommt (z. B. den Asseln). Eine Art der Infektion kann man nun an den gefangenen Lithobien leicht beobachten; wenn man nämlich mehrere derselben zusammen in ein Gefäß setzt, haben sie sich nach kurzer Zeit gegenseitig aufgefressen; es bleibt meist schließlich nur ein einziger übrig, der dann wohl gemästet erscheint, aber dafür auch alle Coccidienarten, welche die anderen enthielten, in seinem Darm zusammen gesammelt hat. Ich habe nicht infizierte Lithobien mit den Därmen infizierter gefüttert und, wie es zu erwarten war, die ersteren infiziert. Hierbei wurde die Infektion nicht nur durch die Cysten vermittelt, sondern alle im Darm lebenden Stadien entwickelten sich in dem neuen Darm weiter, sie wurden nicht verdaut; nur die Jugendzustände, welche noch in Darmepithelzellen sich befanden, aber schon ihre Bewegungsfähigkeit verloren hatten (junge Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten) wurden nach Verdauung[1]) der sie umhüllenden Epithelzellen mit den Faeces aus dem Darm entleert; hingegen verlief die Schizogonie in normaler Weise weiter, die Sporozoiten, die frei im Darm des gefressenen Tieres sich befanden, wanderten in das Epithel des neuen Wirtes ein usw.

In unserer vorläufigen Mitteilung hatten wir über unsere vergeblichen Bemühungen, in den Nährtieren der Lithobien die Coccidien mit Sicherheit nachzuweisen, berichtet. Ich habe nun diese Versuche in systematischer Weise fortgesetzt, indem ich Lithobius-Kot mit Coccidiencysten an verschiedene Tiere, die mit den Lithobien zusammenleben, verfütterte. In unserem Institutsgarten kommen an Nährtieren nur die Asseln (Oniscus und Porcellio) in Betracht. Denn wie ich beobachtet babe, frißt Lithobius von den außerdem dort lebenden Organismen Regenwürmer (wenigstens in der Gefangenschaft) nicht, ebensowenig Schnecken (schon die Schleimabsonderung verhindert dies; ich habe wiederholt die kleinen Limax, welche man unter Steinen zusammen mit Lithobius findet, ihm vor die Mundöffnung gehalten, nachdem er ordentlich ausgehungert war, aber niemals biß er an, während er Insekten gleich nimmt).

Da die Asseln jeden Schmutz fressen, nahmen sie auch den Kot des Lithobius besonders gern, wenn auf demselben ein schöner Schimmelpilzrasen wucherte. Die Untersuchung ihres Darminhalts zeigte aber, daß die Coccidiencysten hier nicht platzen[2]), vielmehr werden dieselben mit der Faeces unverändert entleert; auch Mehlwürmer habe ich mit Cysten gefüttert, aber dasselbe Resultat gehabt wie bei den Asseln. Trotzdem können die Asseln (und jedes andere Nährtier der Lithobien) die Infektion vermitteln, wenn sie gerade zufällig Lithobius-Kot mit Cysten verzehrt haben und bald darauf von einem Lithobius gefressen werden; so ist es mir auch gelungen, die Lithobien mit Mehlwurm- und Asseldärmen, die Cysten enthielten,

---

[1]) Die Verdauung der Zellen des eigenen Artgenossen im Darm des Lithobius erfolgt in sehr eigenartiger Weise. Schon zu Beginn des Prozesses tritt im Kern der zu verdauenden Zelle ein kristallähnliches Stäbchen auf (nach den Reaktionen ein Proteinkristalloid); dieses wird auf Kosten der übrigen Kern- und Zellbestandteile allmählich größer und bleibt schließlich als einziger Überrest der Zelle zurück, um dann auch verdaut zu werden.

[2]) Man findet zwar zuweilen Entwicklungsstadien von Coccidien in dem Asselraum, doch haben dieselben nichts mit den Lithobius-Coccidien zu tun; es sind vielmehr besondere Formen, die nur den Asseldarm bewohnen; ich hoffe später einmal auf dieselben zurückzukommen.

zu infizieren. Ein Wirtswechsel dürfte hiernach in dem Entwicklungszyklus der Coccidien nicht stattfinden.

Bei pflanzenfressenden Wirtstieren ist die Infektion viel einfacher, hier können die Nahrungsstoffe leichter mit dem Kot der infizierten Tiere in Berührung kommen, daher tritt bei Kaninchenzuchten, wo die Tiere auf engem Raum zusammenleben, die Coccidiose meist epidemisch auf.

Pathologie.

Die Coccidien des Lithobius bewohnen ausschließlich den Darm ihres Wirtes; in anderen Organen werden sie nicht gefunden. Während des größten Teils ihrer Entwicklung leben sie im Innern der Epithelzellen. In demselben Maße, in welchem die Coccidien heranwachsen, degenerieren die Wirtszellen. Der Sporozoit oder Merozoit dringt in der Epithelzelle gewöhnlich bis zur Oberfläche des Kerns vor und lagert sich demselben auf. Durch seine Bewegungen wird die Zelle in einen Reizzustand versetzt, und sie beginnt zunächst lebhaft zu wachsen; sie dehnt sich hypertrophisch aus und kann das Doppelte an Volumen gegenüber den nicht infizierten Zellen erreichen; auch der Zellkern wird anfangs vergrößert. Bei der Überernährung sammeln sich im Plasma große, fettähnliche Kugeln an, es beginnt die sog. fettige Entartung der Zelle. Je mehr der Parasit heranwächst, desto mehr Nahrungsstoffe entzieht er der Wirtszelle; anfangs schafft die letztere mehr heran, als der Parasit verzehren kann; bald aber ändert sich dies; die Zelle wird durch den andauernden Reiz seitens des Parasiten und durch die schnelle Entziehung der Nahrung beim rapiden Wachstum desselben so geschwächt, daß sie nicht mehr assimilieren kann; sie stirbt allmählich ab, wobei das Coccidium auch den Rest der Epithelzelle resorbiert, um sein Wachstum zu vollenden. Schließlich bleibt von der ganzen Wirtszelle nur der zu einem kompakten Chromatinklumpen zusammengeschrumpfte Zellkern und geringe Spuren von Plasma übrig, die mit dem Parasiten in das Lumen des Darms fallen und hier ganz resorbiert werden.

Also die infizierte Zelle geht unfehlbar zugrunde. Wenn nun die Zahl der Parasiten sehr groß ist, so kommt es zu einer schweren Darmkrankheit, ja es kann vorkommen, daß fast das ganze Epithel zerstört wird; besonders bei der rapiden Vermehrung durch Schizogonie in den ersten Tagen nach der Infektion wird der Darm so schnell mit Parasiten überschwemmt, daß kaum eine Epithelzelle frei von Parasiten ist, in manchen sich aber mehrere angesiedelt haben; bis zu vier Schizonten habe ich in einer einzigen Zelle gefunden (cf. Fig. 70, wo drei junge Schizonten und ein junger Makrogamet in einer Zelle liegen). Es hält dann die Epithelregeneration nicht Schritt mit der Epithelzerstörung, und der Organismus kann sehr geschwächt werden, so daß die Lithobien ganz matt daliegen und auf Reiz nur schwache Bewegungen ausführen. (Kaninchen sterben, wie bekannt, häufig an der akuten Coccidiose.) Bei solcher Masseninfektion kommt es vor, daß die Sporozoiten keinen Platz in den Epithelzellen mehr finden, sie dringen dann, wie ich mehrfach beobachten konnte, sogar in erwachsene Coccidien einer anderen Art ein (aber nie der eigenen Art). So zeigt Fig. 67 eine Adelea ovata, in der sich ein Makrogamet von Coccidium schubergi eingenistet hat, und Fig. 68 eine Copula von Coccidium schubergi in einer Adelea.

Die Faeces bestehen bei dieser akuten Coccidiose fast nur aus Epithelresten und Coccidienstadien, Sporozoiten und Schizonten; und während dieselben beim gesunden Lithobius dickflüssig sind und braune Farbe besitzen, sind sie beim kranken ganz dünnflüssig und milchigweiß.

Wenn der Lithobius dieses akute Stadium der Krankheit überstanden hat, tritt bald Besserung ein, und wir haben bei Besprechung der künstlichen Infektion gesehen, daß er nach einiger Zeit ganz gesund, d. h. frei von Parasiten werden kann. Eine derartige spontane Heilung kommt, wie bekannt, auch bei Kaninchen vor; bei den erwachsenen Tieren findet man im Darm nur selten Coccidien, nur einige alte Herde von degenerierten Coccidien in der Leber deuten dann noch an, daß das betreffende Individuum einmal eine akute Coccidiose überstanden hat. Die Erklärung für diese spontane Heilung liegt in der Tatsache, daß die ungeschlechtliche Vermehrung, die, wie wir gesehen haben, allein die Autoinfektion vermittelt, eine Grenze hat. Unsere Versuche über die künstliche Infektion lehrten uns, daß die Stadien der Schizogonie mit dem Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung spärlicher werden. Erfolgt keine Neuinfektion, so werden schließlich alle Coccidien als Oocysten entleert; selbst die tief im Epithel steckenden Stadien werden bei der Epithelregeneration hinausbefördert. — Wie bei den Infusorien hat auch hier die Befruchtung einen die Vermehrung sistierenden Einfluß. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dient zur Vermehrung der Individuen, die geschlechtliche zur Erhaltung und Verbreitung der Art.

Systematisches.

Die Erkenntnis, daß die cystenlosen, Eimeria-ähnlichen Formen nur Stadien der ungeschlechtlichen Vermehrung der Cysten bildenden Coccidien sind, machte eine Revision des Systems derselben notwendig. Léger [98] hat dieselbe bereits vorgenommen, und ich schließe mich seiner Einteilung vollständig an. Sie basiert auf der Zahl der Sporocysten und Sporozoiten in der Oocyste und vereinfacht das ganze System außerordentlich. Die Gruppe der „Monosporées“ oder „Polyplastidées monogéniques“ Labbés, welche die Gattungen Eimeria, Pfeifferia, Caryophagus, Rhabdospora, Gonobia, Molybdis, Cretya enthielt, fällt weg, und es bleiben nur drei Familien übrig, die sich mit ihren Hauptgattungen folgendermaßen charakterisieren lassen:

Oocyste enthält	2 Sporocysten: I. Fam. Disporocystidae	Sporocyste dizoisch (mit 2 Sporozoiten)	1. Gen.	Cyclospora Schn.
		Sporocyste tetrazoisch (mit 4 Sporozoiten	2. Gen.	Isospora Schn. (inkl. Diplospora Labbé)
	4 Sporocysten: II. Fam. Tetrasporocystidae	Sporocyste dizoisch, kuglig oder oval	3. Gen.	Coccidium Leuck (inkl. Goussia Labbé)
		Sporocyste dizoisch in Gestalt einer Doppelpyramide	4. Gen.	Crystallospora Labbé
	n Sporocysten: III. Fam. Polysporocystidae	Sporocyste monozoisch	5. Gen.	Barouxia Schn. (inkl. Echinospora Lég. und Diaspora Lég.)
		Sporocyste dizoisch	6. Gen.	Adelea Schn. (inkl. Minchinia Labbé)
		Sporocyste trizoisch, kuglig (ohne Schizogonie)	7. Gen.	Benedenia Schn.
		Sporocyste tetrazoisch, kuglig (mit Schizogonie)	8. Gen.	Klossia Schn.
		Sporocyste di- oder tetrazoisch, oval	9. Gen.	Hyaloklossia Labbé.

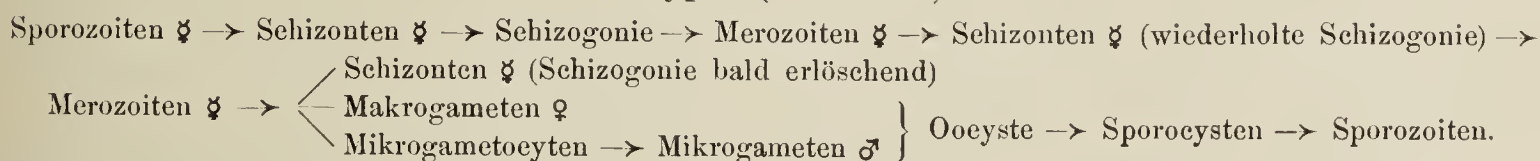
In dieser systematischen Übersicht habe ich nur die Hauptgattungen der Coccidien aufgeführt, die nach meiner Ansicht als sicher gelten können. Die Gattungen Diplospora, Goussia, Echinospora, Diaspora, Minchinia, welche Léger noch aufführt, sind teils so wenig

genau bekannt, teils weisen sie so geringe Unterschiede von anderen auf, daß ihre Existenzberechtigung erst noch durch genauere Untersuchungen erwiesen werden muß. Ich habe sie in der Übersicht auf die Gattungen verteilt, bei denen sie meines Erachtens vorläufig gut untergebracht werden können, bis man mehr von ihnen weiß[1]). Die sicheren Arten der Coccidien sind von Léger [98] gut zusammengestellt, und es ist diesem Autor die Revision des Coccidiensystems ebenso vorzüglich gelungen wie früher sein Gregarinensystem.

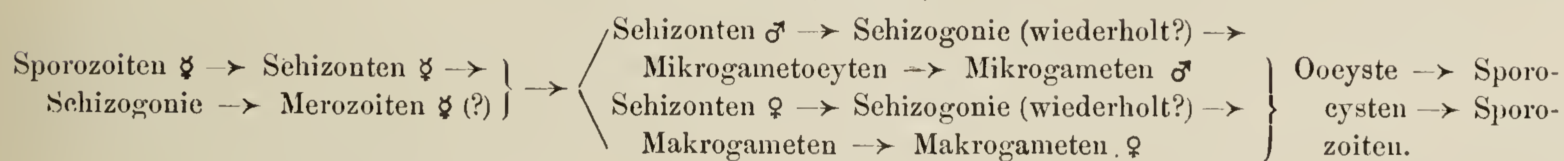
Die Beziehungen der Coccidien zu den übrigen Sporozoen.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Coccidien lassen sich für den bequemeren Vergleich mit den übrigen Sporozoen in folgende drei Schematen zusammenfassen.

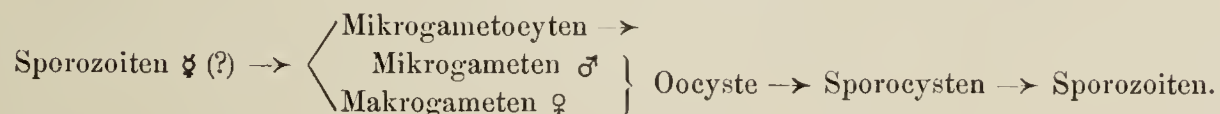
I. Typus (Coccidium).



II. Typus (Adelea).



III. Typus (Benedenia).



Adelea stellt hiernach die höchste Stufe dar; hier tritt schon bei den ungeschlechtlichen Generationen die Trennung in zwei Geschlechter auf. Vielleicht wird man bei genauerer Untersuchung auch bei anderen Angehörigen der Gattung Coccidium ähnliches finden, wie Siedlecki [99] vermutet; bei den mir vorliegenden Formen des Lithobius habe ich auch bei genauester Untersuchung keine Unterschiede der Schizonten gefunden, welche auf einen so frühzeitig auftretenden geschlechtlichen Dimorphismus hinweisen könnten.

Wenden wir uns nun zunächst den Gregarinen zu; die ausgebildeten Stadien zeigen hier zwar wenig Ähnlichkeit mit den Coccidien, wohl aber die Jugendstadien, die Sichelkeime, die bei beiden Gruppen nicht nur denselben Bau, sondern auch dieselben Lebenserscheinungen (Bewegung, Einwanderung in die Epithelzellen) aufweisen. Wichtiger noch ist aber der Vergleich der Zeugungskreise.

Schon Léger [98] hat den Entwicklungszyklus der Coccidien mit dem der Gregarinen verglichen; er homologisiert die Oocysten der Coccidien mit den Sporocysten der Gregarinen. Siedlecki [99] hat diesen Versuch Légers bereits kritisiert; ich kann mich ihm ganz anschließen; ich bin ebenso wie er der Anicht, daß man nur die Sporocysten in beiden Gruppen homologisieren kann. Obwohl wir sehr wenig von der Gregarinenentwicklung wissen und hier neue

[1]) Bei anderer Gelegenheit hoffe ich in nächster Zeit noch ausführlicher auf das Coccidiensystem zurückzukommen.

Untersuchungen sehr nötig sind, können wir doch auf Grund der Beobachtungen Wolters [91], die bisher allein das Vorkommen der geschlechtlichen Fortpflanzung bei einer Gregarine behauptet haben, folgendes provisorische Schema der Gregarinenentwicklung aufstellen, um es mit dem der Coccidien zu vergleichen:

Sporozoiten ☿ —> Isogameten Kopulation —> Oocyste — Sporocysten — Sporozoiten.

Sehen wir von dem Fehlen des geschlechtlichen Dimorphismus ab, so stimmt dieser Zyklus vollkommen mit dem für Benedenia aufgestellten überein, wie dort fehlt auch hier die Schizogonie.

Durch die interessante Entdeckung von Caullery und Mesnil [98] ist nun aber auch eine echte Gregarine mit Schizogonie bekannt geworden. Hoffentlich gelingt es, bei dieser Form auch die geschlechtliche Fortpflanzung festzustellen und genauer zu studieren, dann hätten wir in dem Generationswechsel dieser Gregarine die vollste Übereinstimmung mit dem von Coccidium. Jedenfalls sind nach Auffindung dieser Übergangsform die verwandtschaftlichen Beziehungen der Coccidien und Gregarinen sehr viel enger geworden.

Die nächste Abteilung der Sporozoen, mit der wir die Coccidien vergleichen wollen, sind die Haemosporidien. Hier machen die neuesten Entdeckungen der Malariaforschung schon eine genauere Parallelisierung der Entwicklungszyklen möglich[1]).

Bis zum Jahre 1897 kannte man von den Haemosporidien nur die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Dieselbe zeigt große Übereinstimmung mit der Schizogonie der Coccidien und dient ebenso wie diese zur Autoinfektion des Wirtstieres. Die Übereinstimmung geht sogar in die Details; die Kernteilung, welche Ziemann [98] neuerdings bei Malariaplasmodien und anderen Haemosporidien beschrieben hat, ist eine multiple, welche die größte Ähnlichkeit aufweist mit der mancher Coccidien. Ein Jahr nach unserer Entdeckung der Befruchtung bei den Coccidien wurde der Vorgang in ganz entsprechender Weise bei Haemosporidien beobachtet. Wenn auch noch keine eingehende Schilderung der einzelnen Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung nach Präparaten vorliegt, so hat McCallum [98] doch die Kopulation am lebenden Objekt verfolgt, und seine Abbildungen lassen kaum eine andere als die von ihm gegebene Deutung zu, um so weniger, wenn man sie mit den entsprechenden Stadien der Coccidien vergleicht. Seine Beobachtungen beziehen sich auf Halteridium und Plasmodium; genau so wie bei den Coccidien sind auch hier die Mikrogametocyten und Makrogameten an ihrer feineren Struktur zu unterscheiden; die Mikrogameten entstehen in derselben Weise auf der Oberfläche der Zelle, lösen sich vom Restkörper ab, und ein einziger dringt in den Makrogameten ein, kurz die Übereinstimmung ist vollkommen bis auf die Copula. McCallum sah, daß dieselbe zu einem beweglichen Organismus wird, der durch die Zellen hindurchdringen kann, verfolgte aber nicht sein weiteres Schicksal; während also bei den Coccidien sich an die Befruchtung gleich die Sporogonie anschließt, ist bei den Haemosporidien noch ein bewegliches Zwischenstadium eingeschoben, welches ich Ookinet genannt habe [cf. [1])]; diese Verschiedenheit ist durch die weitere Entwicklung der Haemosporidien erklärlich, mit deren Erforschung sich besonders Roß (cf. Manson, 98) und Grassi [98, 99] mit Erfolg beschäftigt haben. (Ich kann hier nicht ausführlich auf die Malarialiteratur eingehen, man findet eine übersichtliche

[1]) Cf. auch Schaudinn, F., Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin, 1899, S. 159—178 (während des Druckes dieser Arbeit erschienen), wo Näheres über diesen Vergleich mitgeteilt ist.

Zusammenstellung derselben in dem zusammenfassenden Referat von Nuttal, 99). Wenn auch die Untersuchungen dieser Forscher noch nicht abgeschlossen und in ihren Einzelheiten publiziert sind, so scheint doch das, was über die weitere Fortpflanzung der Haemosporidien bisher bekannt geworden ist, in großer Übereinstimmung mit den Coccidien zu stehen. Der wichtigste Unterschied zeigt sich, wie schon erwähnt, darin, daß bei den Coccidien die Copula direkt im Wirt oder in den abgelegten Faeces, also in der Außenwelt sporuliert, während sie bei den Haemosporidien beweglich wird und in einen anderen Wirt gelangt[1]), der dann die Infektion des ersten Wirtes vermittelt, nachdem in seinem Körper die Sporogonie stattgefunden hat. Bei Plasmodium und Proteosoma ist dieser Zwischenwirt eine Mücke (Anopheles), wie durch die Experimente von Roß und Grassi bewiesen ist. Nach den Untersuchungen dieser Forscher können wir folgendes (zum Teil noch etwas hypothetisches) Schema der Haemosporidien-Entwicklung aufstellen:

1. Wirt (Blut), Sporozoiten ☿ — Schizont ☿ (Schizogonie) → Merozoiten — Schizonten (Schizogonie wiederholt) →

→ Merozoiten → ⟨ Schizonten (bleiben im 1. Wirt und vermehren sich weiter) / Makrogameten (Halbmonde) ♀ / Mikrogametocyten (Sphären mit Geißeln) Mikrogameten ♂ ⟩ Kopulation vor oder nach Aufnahme in den Darm des 2. Wirtes (Insekt).

2. Wirt (Insekt), Eindringen der Copula (Ookinet) in das Darmepithel → Sporocysten — Sporozoiten (gelangen in die Leibeshöhle, von hier in die Speicheldrüse des Insekts und durch Stich in den 1. Wirt).

Wir haben hier alle die Stadien, welche im Generationswechsel von Coccidium vorkommen, vertreten, nur sind sie hier auf zwei Wirte verteilt.

Was nun die Myxosporidien betrifft, so haben die neuesten Untersuchungen gezeigt, daß diese Organismen sich in ihrem Bau und ihrer Entwicklung recht weit von den Coccidien entfernen. Der Besitz von Pseudopodien, die Polkapseln und vieles andere ist ganz abweichend von dem, was wir bei Coccidien und den ihnen verwandten Gregarinen und Haemosporidien wissen. Auch Bildung der Dauersporen erfolgt nicht am Ende, sondern während des ganzen vegetativen Lebens innerhalb des Plasmas; wie Doflein [98], der letzte Untersucher dieser Formen, betont, weisen sie in bezug auf die Pseudopodienbildung, die Kernverhältnisse und den ganzen Entwicklungszyklus Beziehungen zu den Foraminiferen auf, so daß man beide Gruppen von einer verwandten Wurzel ableiten könnte. (Auch die Keime besitzen Rhizopodenähnlichkeit, sie sehen wie kleine Amoeben aus). Mit den Coccidien aber finden sich kaum Vergleichspunkte. Hingegen haben die neuesten Untersuchungen von Laveran und Mesnil [99] auf die Beziehungen der Sarkosporidien zu den Myxosporidien ein interessantes Licht geworfen. Bisher fand sich hier nur die biologische Übereinstimmung, daß die Fortpflanzungsprodukte während des ganzen vegetativen Lebens im Plasma gebildet werden. Diese beiden Forscher haben nun aber bei den Sporen der Sarkosporidien auch das Vorhandensein von Polkapseln, die doch hoch differenzierte, spezifische Bildungen sind, wahrscheinlich gemacht und sich für die Verwandtschaft dieser beiden Gruppen ausgesprochen.

Ich glaube, daß wir auf Grund unserer hier angedeuteten Kenntnisse von den Beziehungen der Sporozoengruppen zueinander berechtigt sind, diese Klasse in zwei natürliche Subklassen einzuteilen, von denen die erste die drei Ordnungen der Gregarinen, Coccidien und Haemosporidien umfaßt, die zweite die Myxo- und Sarkosporidien. Ich schlage vor, die erste, weil die dazu gehörigen Organismen am Ende ihres vegetativen Lebens sporulieren, Telosporidia

---

[1]) Ob bei allen Haemosporidien, ist noch sehr fraglich; bei den Amphibien z. B. glaube ich, daß die Drepanidien sich ohne Zwischenwirt entwickeln.

zu nennen und sie der zweiten gegenüber zu stellen, welche Formen enthält, die von Jugend auf während des ganzen vegetativen Lebens Fortpflanzungskörper bilden und deshalb Neosporidia heißen mögen. Über die Abstammung der Coccidien, die ich für die am wenigsten differenzierte Gruppe der Telosporidia halte, läßt sich bei unseren geringen Kenntnissen von der Protozoen-Entwicklung kaum etwas aussagen. Ihr Generationswechsel zeigt zwar große Übereinstimmung mit dem der Volvocineen, und auch die Geißelbildung bei den Mikrogameten könnte, wie Léger [98c] betont, für die Idee der Flagellaten-Verwandtschaft ins Feld geführt werden. Aber wir wissen ja nicht, ob nicht auch andere Protozoen einen ähnlichen Zeugungskreis besitzen. Daher halte ich derartige Spekulationen für verfrüht; wir müssen erst mehr über die Biologie der Rhizopoden und Flagellaten wissen. Die neueren Untersuchungen über Protozoen haben gezeigt, wie verwickelt die Verhältnisse hier liegen können, wie mannigfaltige Verschiedenheiten bei scheinbar nahe verwandten Organismen (d. h. meist nur äußerlich ähnlichen Organismen; was ist z. B. alles in der Gruppe der Amoeben zusammengestellt?) vorliegen können. Mit immer größerem Staunen nimmt man beim weiteren Eindringen in diese Welt der Einzelligen wahr, was schon die einzelne Zelle an Differenzierungen und Umwandlungen leisten kann. Aus diesem Grunde muß man in keiner Gruppe vorsichtiger mit phylogenetischer Spekulation sein als bei den Protozoen.

Literatur.

Balbiani [84], Leçons sur les Sporozoaires, publiées par Pelletan, in: J. Microgr., 1884.

Blochmann [94], Über die Kernteilung bei Euglena, in: Biol. Ztrbl., V. 14, 1894, p. 194—197.

Borgert, A. [96], Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phaeodarien), in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1896, p. 192—195.

Brandt, K. [90], Neue Radiolarienstudien, in: Mitt. Ver. Schleswig-Holsteiner Ärzte, 1890, Heft 12.

Bütschli, O. [81], Über eine eiförmige Psorospermie aus dem Darm des Lithobius forcipatus, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881.

— [82], Protozoa, in: Bronn, Cl. Ordn. Tierreichs, V. 1, 1882.

— [92], Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.

Caullery, M., et Mesnil, F. [98], Sur une Grégarine coelomique présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée, in: C. R. Soc. biol. Paris, janvier 1898.

Clarke, J. [95a], A study of Coccidia met with in mice, in: Quart. J. micr. Sc., (2) V. 37, 1895, p. 277—283, tab. 30.

— [95b], Observations of various Sporozoa, ibid., p. 285—302, tab. 31—33.

Cohn, L. [96], Über Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1896, p. 227—272, Tab. 17—18.

Doflein, F. [98], Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien, ibid. V. 11, Anat., 1898, p. 281—350, Tab. 18—24.

Eberth [62], Über Psorospermienschläuche der Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 11, 1862, p. 397—401, Tab. 34.

Eimer, Th. [70], Über die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere, Würzburg 1870.

Gabriel, B. [80], Zur Klassifikation der Gregarinen, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 569—571.

Grassi, B. [98a], Rapporti tra la malaria e peculiari insetti (Zanzaroni e Zanzaroni palustri), in: Policlinico, V. 5, 1898, September.

— [98b], La malaria propagata per mezzo di peculiari insetti, in: Rendic. Accad. Lincei, (5) V. 7, Fasc. 9, novembre 1898.

Grassi, B., e Dionisi, A. [98], Il ciclo evolutivo degli Emosporidi, ibid. Fasc. 11, dicembre 1898.

Grassi, B., Bignami, A., e Bastianelli, G. [98], Ulteriori ricerche sul ciclo dei parassiti malarici umani nel corpo dei zanzaroni, ibid. decembre 1898.

— [99], Resoconto degli studi fatti sulla malaria durante il mese di gennaio, ibid. V. 8, Fasc. 3, febr. 1899.

Hagenmüller, P. [98], Coccidie nouvelle du Gongylus ocellatus, in: C. R. Soc. biol., Paris 1898, p. 75.

Hauser, G. [95], Über die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutsamkeit für die Entstehung der Geschwülste, in: Biol. Ztrbl. V. 15, 1895, p. 676—686.

Hertwig, R. [79], Der Organismus der Radiolarien, Jena 1879.

— [84], Über die Kernteilung von Actinosphaerium Eichhorni, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 17, 1884, p. 490.

— [98], Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Achinosphaerium Eichhorni, in: Verh. bayer. Akad. Wiss., 2. Cl., V. 19, Abt. 3, 1898.

Hofer, B. [90], Der Einfluß des Kerns auf das Protoplasma, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 24, 1890.

Keuten, J. [95], Die Kernteilung von Euglena viridis, in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895.

Kloss, H. [55], Über Parasiten in der Niere von Helix, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 1, 1855, p. 189—215, Tab. 15—16.

Korschelt, E. [89], Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat. 1889.

Labbé, A. [94a], Sur la coéxistence, chez le même hôte, d'une Coccidie oligosporée et polysporée, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 119, 1894, p. 537—539.

— [94b], Sur la morphologie et la classification des Coccidies, ibid. 1894, p. 1019—1020.

— [95], Bananella lacazei, genre nouveau de Coccidie oligosporée, in: Arch. Zool. exper., (3) V. 3, 1895, p. 15—16.

— [97a], Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies, ibid. V. 4, 1897, p. 517—654, tab. 12—18.

— [97b], A propos de la découverte d'un prétendu stade flagellé chez les Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, V. 4, p. 569—570.

Lauterborn, R. [95], Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella, in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895.

Laveran, A. [97], Sur une Coccidie du goujon, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 725—726.

— [98], Traité du paludisme, Paris 1898, p. 66.

— et Mesnil, F. [99], Sur la morphologie des Sarcosporidies, in: CR. Soc. biol. Paris, mars 1899.

Léger, L. [97a], Coccidies nouvelles du tube digestif des Myriapodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 125, 1897, p. 51—52, auch in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 382—385.

— [97b], Le cycle évolutif des Coccidies chez les Arthropodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 125, 1897, p. 966—969.

— [97c], Etude expérimentale sur les Coccidies, ibid. 1897, p. 329—330.

— [97d], Echinospora labbei, nouvelle Coccidie polysporée du tube digestive des Myriapodes, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 1082—1084.

— [98], Etudes sur les Coccidies, in: Bull. sc. France Belg., (4) V. 31, 1898, p. 1—22.

— [98a], Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues, in: Bull. Mus. Marseille, V. 1, 1898, Fasc. 1.

— [98b], Sur les microgamètes des Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, juin 1898.

— [98c], Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies, in: Arch. Zool. expér., (3) V. 6, 1898, Notes et Revue.

Leuckart, R. [79], Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Leipzig und Heidelberg 1879—1886.

Leyden, E. v., und Schaudinn, F. [96], Leydenia gemmipara Schaud., ein neuer, in der Ascitesflüssigkeit des lebenden Menschen gefundener, amoebenähnlicher Rhizopode, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 39, 1898, p. 951—963, Tab. 6.

McCallum, W. G. [98], On the hämatozoan infection of birds, in: Journ. exper. Med., V. 3, 1898, Nr. 1.

Manson, P. [98], An exposition of the mosquito-malaria theory and its recent developments, in: Journ. trop. Med., V. 1, 1898, Nr. 1, auch in: Brit. med. Journ., 24. Sept. 1898, und Lancet, 1898, Nr. 3912, p. 488.

Mesnil, F., et Marchoux, E. [97], Sur un Sporozoaire nouveau (Coelosporidium chydoricola n. g. n. sp.) intermédiaire entre les Sarcosporidies et les Amoebidium Cienk., in: CR. Acad. Sc. Paris, août, 1897.

Metschnikoff, E. [97], Sur le stade flagellé des Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 593—594.

Mingazzini, P. [90a], La parentele dei Coccidi colle Gregarine, in: Boll. Soc. Nat. Napoli, 1890, p. 151—159.

Mingazzini, P. [90b], Classificazione dei Coccidi e delle Gregarine, in: Atti Accad. Lincei, (5) V. 1, 1890, p. 68—75.
— [90c], Ciclo evolutivo de la Benedenia octopiana, ibid. 1890, p. 218—222.
— [90d], Contributo alla conoscenza dei Coccidi, in: Atti Accad. Lincei, (5) V. 1, 1890, p. 175—181.
— [92], Nuove specie di Sporozoi, ibid. V. 2, Fasc. 11, 1892, p. 376—462.
Nuttal, G. H. F. [99], Die Mosquito-Malaria-Theorie, in: Ztrbl. Bakt., V. 25, 1899, Nr. 5—10.
Pfeiffer, L. [88], Beiträge zur Kenntnis der pathogenen Gregarinen, in: Zeitschr. Hygiene, V. 5, 1888.
— [90a], Unsere heutige Kenntnis von den pathogenen Protozoen, in: Ztrbl. Bakt., V. 8, 1890.
— [90b], Vergleichende Untersuchungen über Schwärmsporen und Dauersporen bei den Coccidieninfektionen und bei Intermittens, in: Fortschr. Med., 1890, Nr. 24, Dezember.
— [91], Die Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., Jena 1891.
Pfeiffer, R. [92], Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen, Berlin 1892.
Podwyssozki, W. [94], Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme im Zusammenhange mit der Lehre von den Krebsparasiten, in: Ztrbl. Bakt., V. 15, 1894.
— [95], Zur Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme als Zellschmarotzer, in: Bibl. medica, Abt. D. 2. Dermatologie und Syphilidologie, 1895.
Rhumbler, L. [93], Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen), in: Z. wiss. Zool., V. 56, 1893.
— [94], Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1894.
Schaudinn, F. [94], Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Ztrbl., V. 14, 1894.
— [95a], Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz, in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895.
— [95b], Über den Dimorphismus der Foraminiferen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1895, Nr. 5.
— [95c], Über Plastogamie bei Foraminiferen, ibid. 1895, Nr. 10.
— [96a], Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp., in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 2, 1896, p. 31.
— [96b], Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg., ibid. 1896, p. 83.
Schaudinn, F., u. Siedlecki, M. [97], Beiträge zur Kenntnis der Coccidien, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1897, p. 192—203.
Schewiakoff, W. [94], Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
Schneider, Aimé [75a], Note sur la psorospermie oviforme du poulpe, in: Arch. Zool. expér., V. 4. 1875, p. XL—XLV.
— [75b], Note sur les rapports des psorospermes oviformes aux véritables Grégarines, ibid. p. XLV—XLVIII.
— [81], Sur les psorospermies oviformes des Coccidies, ibid. V. 9, 1881, p. 387—404, tab. 26.
— [82], Sur le développement des Grégarines et Coccidies, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 95, 1882, p. 47—48.
— [83], Nouvelles observations sur la sporulation des Klossia octopiana, in: Arch. Zool. exp., (2) V. 1, 1883, p. 78—104, tab. 8—9.
— [86], Coccidies nouvelles ou peu connues, in: Tablettes zoologiques, V. 1, 1886.
— [92a], Le cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur Pfeiffer, ibid. V. 2, 1892.
— [92b], Coccidies nouvelles ou peu connues, ibid. V. 2, 1892.
— [92c], Parenté des Coccidies et des Grégarinies, ibid.
Schuberg, A. [92], Über Coccidien des Mäusedarms, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg 1892.
— [95], Die Coccidien aus dem Darme der Maus, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg, (N. F.) V. 5, 1895, Heft 4.
Siedlecki, M. [98a], Reproduction sexuée et cycle évolutif de la Coccidie de la seiche (Klossia octopiana Schn.), in: CR. Soc. biol. Paris 1898, mai.
— [98b], Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la Coccidie des Triton (Coccidium proprium), ibid. 1898, juin.
— [98c], Etude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche, in: Ann. Inst. Pasteur, 1898, p. 799—836, tab. 7—9.
— [99], Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider, ibid. 1899, février.
Simond, P. L. [96], Note sur le dimorphisme évolutif de la Coccidie appelée Karyophagus salamandrae Steinhaus, in: CR. Soc. biol. Paris. (10) V. 3, 1896, p. 1061—1063.
— [97a], Recherches sur les formes de reproduction asporulée dans le genre Coccidium, ibid. V. 4, 1897, p. 425—428.
— [97b], L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium, in: Ann. Inst. Pasteur, V. 11, 1897, p. 545—581, tab. 16—17.
Sjöbring, N. [97], Beiträge zur Kenntnis einiger Protozoen, in: Ztrbl. Bakt., V. 22, 1897, p. 675—684.

Stieda, L. [65], Über die Psorospermien in der Kaninchenleber und ihre Entwicklung, in: Arch. pathol. Anat., V. 32, 1865, p. 132—139, Tab. 3.

Thélohan, P. [90], Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'épinoche et de la sardine, in: Ann. Microgr., V. 2, 1890.

— [92], Sur quelques Coccidies nouvelles parasites des poissons, in: Journ. Anat. Physiol., 1892.

— [95a], Recherches sur les Myxosporidies, in: Bull. sc. France Belg., V. 26, 1895, p. 100—394, tab. 7—9.

— [95b], Nouvelles recherches sur les Coccidies, in: Arch. Zool. exp., [3] V. 2, 1895, p. 541—573, tab. 22.

Vogel [45], in: Oesterleins Jahrb. prakt. Heilkunde, V. 1, 1845.

Wasielewski, v. [96], Sporozoenkunde, Jena 1896.

— [98], Über geißeltragende Coccidienkeime, in: Ztrbl. Bakt., V. 24, 1898, p. 71—78.

Wolters, M. [91], Die Konjugation und Sporenbildung bei Gregarinen, in; Arch. mikr. Anat., V. 37, 1891, p. 99—139, Tab. 5—8.

Ziemann, H. [98a], Über Malaria- und andere Blutparasiten, Jena 1898.

— [98b], Kurze Bemerkungen über die Theorie der Malariaübertragung durch Mosquitos und über Geißelformen bei Blutkörperparasiten, in: Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., V. 2, 1898, Heft 6.

Zürn, F. A. [78], Die kugel- und eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Haustieren, Leipzig 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Schema des Zeugungskreises von Coccidium schubergi.

Die Infektion erfolgt durch eine Cyste, die in den Darmkanal des Lithobius gelangt, hier platzt und die Sporozoiten entleert (XX). Der Sporozoit (I) dringt in eine Darmepithelzelle ein (II) und wächst hier (III) zu einem kugligen Schizonten heran (IV), der ein grob alveoläres Plasma ohne Reservestoffe aufweist. Der Kern vermehrt sich durch eine primitive Mitose (V), die zahlreichen Tochterkerne nehmen eine oberflächliche Lage ein (VI), und es zerfällt die Zelle unter Zurücklassung eines großen zentralen Restkörpers in so viel Merozoiten, als Kerne vorhanden sind (Schizogonie, VIII). Die Merozoiten können die Schizogonie wiederholen (Fig. VIII über I—VIII). Alle Merozoiten sind anfangs gleich, nach dem Eindringen in die Epithelzellen machen sich aber beim weiteren Wachstum Unterschiede bemerkbar, indem sich ein Teil (XI*a*) durch Aufspeicherung von Reservestoffen zu weiblichen Geschlechtszellen (XI*b*, Makrogameten), ein anderer unter Umwandlung des Plasmas in eine fein granulierte (sehr fein alveoläre) Struktur (XII*a*) zu den Mutterzellen der männlichen Geschlechtsprodukte (Mikrogametocyten) entwickelt. Der Makrogamet (XI*b*) wird nach einem Reifungsprozeß durch Ausstoßung von Kernsubstanz (XI*c*) befruchtungsfähig. Der Kern des Mikrogametocyten vermehrt sich auf multiple Weise (durch Zerfall); die Tochterkerne rücken an die Oberfläche (XII*c*) und schnüren sich mit wenig Plasma als Mikrogameten von einem großen, zurückbleibenden Restkörper ab (XII*d*). Sie suchen mit Hilfe ihrer zwei Geißeln den Makrogameten auf, und einer dringt durch einen Empfängnishügel in das Protoplasma des Makrogameten ein (XIII). Sein Kern verschmilzt mit dem des Makrogameten (XIV). Gleich nach dem Eindringen scheidet die Copula eine dicke Cystenhülle auf der Oberfläche ab und verwandelt sich damit zur Oocyste (XIV—XV). Der durch die Verschmelzung entstandene Kopulationskern (XV) teilt sich in zwei, diese wieder ebenso (XVI—XVII), und es beginnt die Sporogonie, die sich in zwei Abschnitte gliedert, 1. den Zerfall in Sporocysten (sekundäre Cysten, XVIII), 2. Zerfall der Sporocysten in Sporozoiten (XIX). Die Oocyste verläßt früher oder später den Darm des Wirtes mit den Faeces und dient zur Neuinfektion eines anderen Individuums, indem sie mit den Faeces aufgenommen wird. Im Darm werden die Sporozoiten frei (XX).

Tafel 14—16.

Alle Figuren dieser 3 Tafeln sind mit Hilfe des Winkelschen Zeichenapparats entworfen. Es wurde ein Mikroskop von Seibert mit dem apochromatischen Obj., homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 8, 12, 18 benutzt. Vor jeder Tafelerklärung sind die bei den einzelnen Figuren verwendeten Systeme und die sich ergebenden Vergrößerungen aufgezählt.

Alle Figuren, die im Bleifederton gezeichnet sind, wurden nach dem lebenden Objekt entworfen, die farbigen nach Präparaten, die meist mit Sublimat-Alkohol fixiert und mit verdünntem Hämatoxylin gefärbt waren.

Tafel 14.

Schizontenentwicklung und Schizogonie von Coccidium schubergi.

Fig. 1*a*—1*d*, 1*f*—1*l*, 6—14, 17—28 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 8, Vergr. ca. $^{1000}/_1$.

Fig. 1*e*, 2—5, 15—16 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 12, Vergr. $^{1500}/_1$.

Fig. 22, 24—36 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 18, Vergr. ca. $^{2250}/_1$ gezeichnet.

Fig. 1*a*—1*d*. Der aus der Cyste ausgeschlüpfte Sporozoit in verschiedenen Stadien der Gestaltveränderung.

Fig. 1*e*—1*g*. Sporozoiten während der Vorwärtsbewegung (Abscheidung eines Gallertfadens). In Fig. 1*a* zeigt der Pfeil links die Bewegungsrichtung des Sporozoiten, die Pfeile rechts die der Gallerte mit daran haftenden Körnchen an. Fig. 1*g* Zerreißen des Fadens, der zwischen zwei Steinchen befestigt war. Fig. 1*h*—1*l* Eindringen eines Sporozoiten in die Epithelzelle.

Fig. 2. Sporozoit; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 3—5. Heranwachsen des Sporozoiten zum Schizonten (Behandlung wie bei Fig. 2).

Fig. 6. Ausgebildeter Schizont.

Fig. 7—9. Kernteilung zur Schizogonie.

Fig. 10—14. Schizogonie.

Fig. 15. Junger Merozoit, Fig. 15*a* in Bewegung, Fig. 15*b* u. 15*c* Gestaltveränderungen.

Fig. 16. Dasselbe, etwas älter.

Fig. 17—22. Schizogonie junger, nicht ausgewachsener Merozoite.

Fig. 23. Ausgebildeter Schizont in einer Epithelzelle.

Fig. 24—29. Die Entwicklung des Karyosoms beim Wachstum des Sporozoiten und Merozoiten innerhalb des Zellkerns.

Fig. 30—36. Die Kernteilung zur Schizogonie.

Fig. 37. Merozoit nach dem Leben.

Fig. 38. Daraus entstandener junger Mikrogametocyt, nach dem Leben.

Tafel 15.

Mikrogameten- und Makrogametenentwicklung von Coccidium schubergi.
(Fig. 52—53 von Coccidium lacazei.)

Fig. 55—57, 67—70 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 4, Vergr. ca. $^{750}/_1$.

Fig. 41—45, 58—66 bei Seibert, Obj. 2. Oc. 8, Vergr. ca. $^{1000}/_1$.

Fig. 46—49, 54 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 12, Vergr. ca. $^{1500}/_1$.

Fig. 42*a*, 43*a*, 43*b*, 47*a*, 50—53, 63*a*, 64*a* bei Seibert, Obj. 2, Oc. 18, Vergr. ca. $^{2250}/_1$.

Fig. 39 wie 37 nach Präparaten (Sublimat-Hämatoxylin).

Fig. 40 wie 38 ebenso.

Fig. 41. Ausgewachsener Mikrogametocyt; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 42—45. Die multiple Kernteilung des Kerns des Mikrogametocyten, die zur Bildung des Mikrogameten führt; nach Präparaten. Fig. 42*a* kleiner Teil der Oberfläche von Fig. 42 bei stärkster Vergrößerung ($^{2250}/_1$). Fig. 43*a* Quadrant aus einem Schnitt durch ein der Fig. 43 entsprechendes Stadium. Fig. 43*b* kleiner Teil der Oberfläche von Fig. 43 (beide bei stärkster Vergrößerung $^{2250}/_1$).

Fig. 46—48. Die Ausbildung der Mikrogameten; Fig. 47*a* aus einem Schnitt durch eine Mikrogametenanlage, senkrecht zur Oberfläche.

Fig. 50*a*—*c*. Mikrogameten in verschiedenen Bewegungsstadien, nach dem Leben.

Fig. 51*a*—*c*. Desgl. nach Präparaten (Heidenhainsche Färbung, Eisenhämatoxylin).

Fig. 52*a*—*b*. Mikrogamet von Coccidium lacazei, nach dem Leben.

Fig. 53*a*—*c*. Desgl. nach Präparaten (Sublimat, Eisenhämatoxylin).

Fig. 54. Restkörper des Mikrogametocyten, einige Stunden nachdem ihn die Mikrogameten verlassen haben.

Fig. 55. Merozoit, nach dem Leben.

Fig. 56—57. Derselbe entwickelt sich durch Anhäufung von Reservestoffen zu einem Makrogameten, nach dem Leben.

Fig. 58. Junger Makrogamet, nach Präparaten.

Fig. 59. Ausgebildeter Makrogamet, nach dem Leben.

Fig. 60. Derselbe streckt sich gerade und kontrahiert sich, hierbei wird

Fig. 61 das Karyosom ausgeworfen.

Fig. 62. Der kuglig gewordene Makrogamet fällt aus der Epithelzelle heraus, die Teile des herausgeworfenen Karyosoms sind rings umher zerstreut.

Fig. 64—66. Die entsprechenden Stadien zu 59—62, nach Präparaten (Hermannsche Flüssigkeit, Pikrokarmin).

Fig. 63*a* Kern mit umgebendem Plasma von 63, bei stärkster Vergrößerung ($^{2250}/_1$).

Fig. 64*a* Kern mit umgebendem Plasma von 64, bei stärkster Vergrößerung ($^{2250}/_1$).

Fig. 67. Ein Makrogamet von Coccidium schubergi hat sich in einer Adelea ovata eingenistet, die in einer Epithelzelle liegt, nach Präparaten.

Fig. 68. Copula von Coccidium schubergi in einer Adelea.

Fig. 69. Makrogamet und Mikrogametoblast (in Kernteilung) nebeneinander in einer Epithelzelle, nach Präparaten.

Fig. 70. Mehrfache Infektion einer Epithelzelle, 3 junge Schizonten und ein junger Makrogamet, nach Präparaten.

Tafel 16.

Kopulation und Sporogonie von Coccidium schubergi.

Fig. 71—78, 79*a*, 79*b*, 85—90, 99—101 bei Seibert, Obj. 2 (homog. Imm.), Apochr. und Comp.-Oc. 8, Vergr. ca. $^{1000}/_1$.

Fig. 79—84, 91—98, 102, 103*a* bei Seibert, Obj. 2, Oc. 8, Vergr. ca. $^{2250}/_1$.

Fig. 103—108 bei Seibert, Obj. 2, Oe. 12, Vergr. ca. $^{1500}/_1$.

Fig. 71—72. Eindringen des Mikrogameten, nach dem Leben.

Fig. 73—74. Verschmelzung des männl. und weibl. Kerns und Ausbildung der Cystenhülle; nach dem Leben.

Fig. 75. Kernverschmelzung vollendet.

Fig. 76. Der Oocystenkern ist an die Oberfläche gerückt.

Fig. 77—78. Sporoblastenbildung, nach dem Leben.

Fig. 79—82. Befruchtung und Kernverschmelzung, entsprechend den in Fig. 72—75 nach dem Leben gezeichneten Stadien, nach Präparaten bei stärkster Vergrößerung entworfen; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 79*a* u. 79*b*. Anordnung der Mikrogameten bei der Befruchtung, von der Oberfläche gesehen.

Fig. 83. Die Zusammenziehung des spindelförmigen Kerns des in Fig. 82 gezeichneten Stadiums.

Fig. 84. Zusammenziehung vollendet.

Fig. 85 entspricht Fig. 76.

Fig. 86. Kern der Oocyste im Knäuelstadium.

Fig. 87—89. Kernteilung.

Fig. 90. Beendete Kernteilung der Sporoblastenkerne.

Fig. 91—98. Knäuelbildung und Kernteilung des Oocystenkerns.

Fig. 99. Die Oocyste mit den fertigen Sporocysten, nach dem Leben.

Fig. 99*a*. Desgl. nach Präparaten.

Fig. 100. Die Sporozoite sind in den Sporocysten ausgebildet.

Fig. 101. Ausschlüpfen der Sporozoiten im Darmsaft des Lithobius.

Fig. 102. Sporocyste mit den beiden Restkörperanlagen und den beiden Sporozoitenkernen, Totalansicht.

Fig. 102*a*—*e*. 5 optische Durchschnitte durch Fig. 102, von dem oberen Pol betrachtet, die Schnittebenen sind durch die Linien in Fig. 102 und die Buchstaben bezeichnet.

Fig. 103—107. Ausbildung der Sporozoiten, nach dem Leben.

Fig. 108. Ausschlüpfen der Sporozoiten aus der Sporocyste.

Über zwei neue Infusorien im Darm des Menschen.

Mit 4 Figuren.

---

1. Krankengeschichte von Dr. med. M. Jakoby, Straßburg.

Sch., Kellner, 30 Jahre alt, wurde am 10. Febr. 1898 in die II. medizinische Klinik der Charité zu Berlin aufgenommen. Sch. ist in Ehrenfeld bei Köln geboren, kam mit 5 Jahren nach Aachen und blieb dort bis zu seinem 26. Jahre. — 1893 machte er als Kellner vier Seereisen zwischen Hamburg und Amerika. Vom Winter 1893/94 an blieb er in Amerika und hielt sich in New York und St. Louis auf. — 1895 und 1896 hatte er in St. Louis und in New York Malaria. Seit August 1897 ist er wieder in Deutschland und sucht Durchfälle halber, die mit Verstopfung abwechseln und mit Leibschmerzen verbunden sind, die Klinik auf. — In der Klinik ereignete sich eine Lungenblutung, es wurde eine geringfügige Lungenspitzenaffektion und eine Hüftgelenkentzündung festgestellt. Patient gibt an, vor 10 Jahren Tripper und damals auch Ausfluß aus dem After gehabt zu haben. — In der Ileocöcalgegend Schmerzen, jedoch nur zeitweise Druckempfindlichkeit; er klagt über Schmerzen vor dem Stuhlgang und Schmerzen am After während der Stuhlentleerung. Mehrfach Klagen über Jucken am After.

Im Blut 6 000 000 rote Blutkörperchen, zahlreiche eosinophile Zellen, keine Malariaplasmodien.

In den Faeces reichlich rote, wenig weiße Blutkörperchen. Schleim. Anguillularien und Ankylostomeneier; große Mengen von Infusorien[1]), mehrfach auch in dem Stuhl, der direkt zur Untersuchung aus dem Darme entnommen wurde.

Nach 3 g Chinin wurden keine Infusorien mehr gefunden, die Durchfälle hörten — vorläufig wenigstens — auf. Patient kam leider bald außer Beobachtung, so daß über etwaige Rezidive nichts ausgesagt werden kann.

2. Untersuchung der Infusorien, von Dr. phil. F. Schaudinn, Berlin.

Herr Dr. Jakoby, früher Assistent an der II. medizinischen Klinik der Charité, brachte die von ihm im Stuhle des erwähnten Patienten beobachteten Infusorien zu mir zur Begutachtung. Schon eine oberflächliche Untersuchung lehrte, daß zwei verschiedene Infusorien vertreten waren, von denen keines mit dem bisher allein beim Menschen gefundenen Infusor, dem Balantidium coli Malmsten, übereinstimmte. Herr Dr. Jakoby überließ mir die genauere Untersuchung der Infusorien und versorgte mich reichlich mit frischem Material, wofür ich ihm meinen besten Dank sage.

---

[1]) Präparate der Infusorien wurden auf dem XII. Kongreß für innere Medizin in Wiesbaden, April 1898, demonstriert.

Die beiden Infusorienarten gehören Gattungen an, deren bisher bekannte Vertreter alle Parasiten sind, nämlich Balantidium und Nyctotherus. Beide zeichnen sich gegenüber den anderen Angehörigen dieser Gattungen durch auffallende Kleinheit aus. Sie fanden sich in ziemlich gleichen Quantitäten in den Faeces und bevölkerten dieselben oft in ungeheuren Scharen.

I. Balantidium minutum n. sp.

(Fig. 1 u. 2.)

Körpergestalt kurz birnförmig oder oval, drehrund. Wie alle Balantidien kann auch die vorliegende Form ihre Gestalt etwas verändern. Die jungen Individuen sind meist oval, erwachsene gedrungen birnförmig. Die Länge des Körpers ist nur selten doppelt so groß als die Breite, meist ist das Verhältnis 3:2.

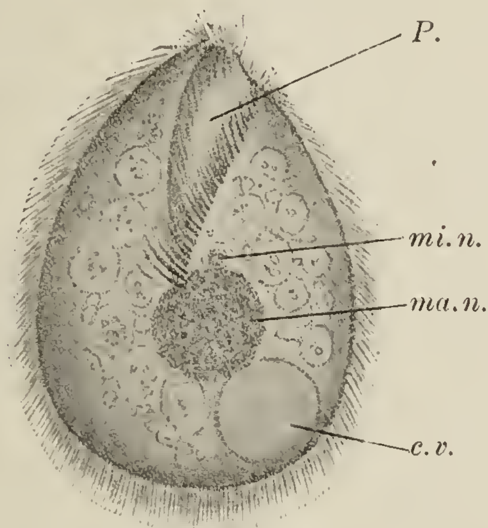


Fig. 1.

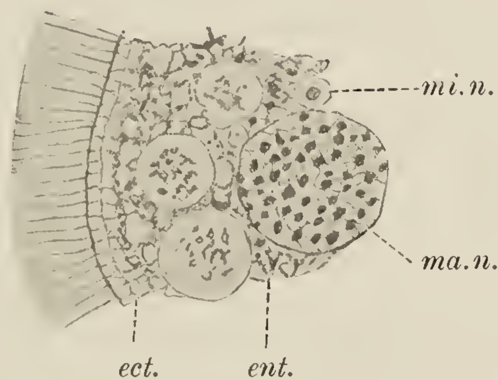


Fig. 2.

Fig. 1. Balantidium minutum nach dem Leben.
Fig. 2. Teil eines Schnittes durch B. minutum bei starker Vergrößerung (1 : 1200), um die Struktur des Plasmas und Kernes zu zeigen.
In allen Figuren bedeutet *P* Peristom, *c.v.* kontraktile Vacuole, *a* After, *ect.* Ektoplasma, *ent.* Entoplasma, *ma.n.* Makronucleus, *mi.n.* Mikronucleus.

Länge 0,02—0,032 mm, Breite 0,014—0,02 mm.

Das vordere, leicht zugespitzte Ende des Körpers ist häufig etwas nach links oder rechts umgebogen und dabei bisweilen deutlich nach der entgegengesetzten Seite ein wenig schräg abgestutzt. Der hintere Teil des Körpers ist stets sehr breit und abgerundet. Das Peristom (Fig. 1 *P*) zeigt am meisten Übereinstimmung mit dem des Balant. entozoon Clap. Lachm., ist aber recht different mit dem des B. coli Malmsten. Diese Verhältnisse sind bei der Kleinheit unseres Tieres recht schwer zu ermitteln gewesen. Mit großem Vorteil habe ich hierbei, besonders für das Studium der Bewimperung, die Behandlung mit Soda, wie sie Schewiakoff[1]) zuerst empfohlen hat, benutzt. Zu den mit Osmiumsäure fixierten Infusorien, die sich in einer Uhrschale mit Wasser befinden, werden wenige Tropfen einer schwachen (3—5 proz.) Sodalösung zugesetzt; indem man die Uhrschale etwa $^1/_2$ Stunde offen stehen läßt, verdunstet Wasser, die Sodalösung wird stärker und wirkt so allmählich auf die Infusorien

[1]) Schewiakoff, W., Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. (Bibl. Zool. 1889. Heft 5. S. 6.)

ein (während bei plötzlicher Einwirkung Kontraktionen und Schrumpfungen entstehen). Für das Studium der Peristomränder und der Cilien ist diese Methode unübertrefflich. Zur Untersuchung bringt man die Infusorien in Wasser, Glyzerin oder noch besser in eine wässerige Lösung von essigsaurem Kali, in welcher sie sich dauernd erhalten. Das Peristom von B. minutum stellt eine schmale, vorn etwas verbreiterte, hinten spitz zulaufende Spalte dar. Während dieselbe in ihrem vorderen Abschnitt flach ist, senkt sie sich hinten tiefer ein. Beim lebenden Infusor verengt und verbreitert sie sich fortwährend, indem sie gewissermaßen schnappende Bewegungen ausführt. Ist der Vorderrand des Infusors schief abgestutzt, so nimmt die Peristomspalte hier die ganze Breite der Abstutzung ein. Im Gegensatz zu B. coli, wo das Peristom sehr kurz ist, erstreckt sich hier die Peristomrinne bis zum Äquator des Körpers und noch weiter nach hinten. Sie weicht nur wenig von der Mittellinie nach rechts ab und ist je nach dem Kontraktionszustand des Körpers mehr oder weniger gekrümmt. Die Seitenränder des Peristoms sind verschieden entwickelt; der rechte ist scharf konturiert und trägt die gewöhnlichen kleinen Cilien, mit denen auch der ganze übrige Körper bedeckt ist, der linke dagegen läuft in eine dünne, hyaline Membran aus, deren Grenzkonturen im Leben nur sehr schwer wahrzunehmen sind. Dieser am Vorderende schmale Randsaum verbreitert sich nach hinten und bildet einen dreieckigen Lappen, der sich über den rechten Peristomrand herüberschlägt, dabei aber doch ziemlich stark von der Oberfläche des Körpers absteht. Dieser von Stein[1]) als Hypostom bezeichnete Fortsatz zeigt hier eine sehr ähnliche Konfiguration wie bei B. entozoon, ist aber nicht so stark entwickelt. Der vom Hypostom überdeckte Teil des Peristoms bildet eine kurze Schlundeinsenkung.

Bezüglich der Bewimperung des Peristoms schließt sich unser Infusor eng an B. entozoon an; die adoralen Wimpern, die bedeutend stärker und länger sind als die Körpercilien, finden sich nur auf dem linken Peristomrand und inserieren in einer Linie, die unter der dünnen Peristomlippe verläuft und von vorn nach hinten mit der vom Peristomrand gebildeten Kontur divergiert. Diese Wimpern schlagen mit Ausnahme der vordersten nur nach innen; die letzteren können sich auch mit dem lippenartig nach außen umgeschlagenen vorderen Teil des Peristomrandes nach außen krümmen. Der rechte Peristomrand ist auch mit Wimpern besetzt, doch zeigen dieselben keine Unterschiede gegenüber den Körperwimpern. Das Peristomfeld trägt keine Wimpern. Bei den meisten Vertretern der Gattung Balantidium sind die Körperwimpern deutlich in Längsreihen angeordnet, die der Oberfläche der Infusorien ein streifiges Aussehen verleihen, nur bei B. duodeni ist diese Streifung sehr undeutlich. Bei unserer Form ist überhaupt nichts davon zu entdecken, sie schließt sich in bezug auf diese Eigentümlichkeit an den am meisten rückgebildeten und vom Typus der Gattung entferntesten Vertreter, an B. duodeni, auf das engste an, auch darin, daß bei beiden Formen die Körperwimpern relativ viel länger sind, als bei den anderen Balantidien. Bei B. minutum sind sie noch wesentlich länger als bei B. duodeni. Ich habe solche von 7—8 μ Länge gemessen, dabei sind sie aber sehr dünn.

An lebenden wie an konservierten und gefärbten Individuen, besonders deutlich aber auf Schnitten durch die Infusorien, kann man ein hyalines Ektoplasma von einem körnigen Entoplasma unterscheiden (Fig. 2 *ect. ent.*). Der ganze Körper ist von einer stark lichtbrechenden Pellicula bedeckt, welcher die Cilien aufsitzen; bei Anwendung stärkster Vergrößerung (Fig. 2) nimmt man in der unter der Pellicula gelegenen, dünnen Ektoplasmaschicht eine feine Netz-

[1]) Stein, Fr., Der Organismus der Infusionstiere. Bd. II. S. 313. Leipzig 1867.

struktur wahr, die ich mit Bütschli als den optischen Ausdruck eines Alveolensystems ansehe; die äußerste Grenzschicht des Ektoplasmas wird von einer Lage von Alveolen gebildet, deren Wände sehr regelmäßig und senkrecht zur Oberfläche angeordnet sind und daher im optischen Längsschnitt einen sog. Alveolarsaum darstellen, der außen von der Pellicula begrenzt wird[1]. Unter diesem Saume befindet sich noch eine Alveolenlage, worauf nach innen zu das körnige Entoplasma folgt. Die Dicke der Ektoplasmaschicht beträgt etwa 0,0015 mm; da dieselbe von zwei Alveolenlagen gebildet wird, erreicht die einzelne Alveole nur einen Durchmesser von 0,0007 mm. Bei Anwendung von Farbstoffen nimmt das Ektoplasma dieselben viel schwerer auf als das Entoplasma. Das letztere ist dicht mit Körnern erfüllt, die wohl zum Teil Stoffwechselprodukte darstellen. Außerdem befindet sich in demselben eine Menge Vacuolen, von denen die größeren in ihrem Innern feine Körnchen und kleine, undefinierbare Brocken enthalten (Fig. 2); ich sehe sie für Nahrungsvacuolen an. Größere Nahrungskörper finden sich nie im Innern des Körpers. Echte kristallinische Exkretkörner habe ich auch nicht beobachtet. Eine persistente Afteröffnung ist nicht vorhanden, doch kann man häufig die Ausstoßung von Körnchen am Hinterende beobachten, sie scheinen mir identisch zu sein mit denjenigen, welche man in den Vacuolen des Entoplasmas findet.

Im Gegensatz zu B. coli, entozoon und elongatum, die zwei oder mehrere pulsierende Behälter zeigen, besitzt B. minutum ebenso wie B. duodeni stets nur eine kontraktile Vacuole. Sie liegt am Hinterende, dorsal auf der linken Seite, ihr Ausführungskanal ist nach hinten und dorsalwärts gerichtet. Sie zerfällt bei der Systole, die ungefähr alle 25 Sekunden erfolgt, nicht in mehrere kleine Vacuolen wie bei B. duodeni, sondern der ganze Inhalt wird schnell entleert.

Der Makronucleus (Fig. 1 u. 2 *ma.n.*) besitzt stets kuglige Gestalt und liegt in der Mitte des Körpers, nie am Hinterende, wie bei B. duodeni; bei starker Vergrößerung und bei der Untersuchung von Schnitten (Fig. 2) macht sich auf seiner Oberfläche eine feine Membran bemerkbar, sein Inneres wird von einem Lininnetzwerk (Alveolarwerk) gebildet, in dessen Knotenpunkten große Chromatinbrocken eingelagert sind. Der Mikronucleus (Fig. 1 u. 2 *mi.n*), der stets in der Einzahl vorhanden ist, liegt meistens vor dem Makronucleus auf der Oberfläche seiner Membran, er besitzt einen Durchmesser von ca. 1 μ und läßt wegen seiner Kleinheit keine feinere Struktur mehr erkennen. Der Makronucleus mißt 6—7 μ im Durchmesser. Bei der Querteilung des Infusors rückt der Mikronucleus auf die Dorsalseite des Makronucleus, streckt sich in die Länge, nimmt dann hantelförmige Gestalt an und schnürt sich schließlich in zwei Teile durch; gleichzeitig streckt sich auch der Makronucleus in der Richtung der Längsachse des Infusors in die Länge und schnürt sich in ähnlicher Weise allmählich durch. Sobald er ovale Gestalt angenommen hat, zeigt sein Inneres eine längsstreifige Struktur, was darauf beruht, daß die Alveolen des Linins sich in parallelen Längsreihen anordnen, wodurch auch eine Umlagerung der Chromatinkörner in Reihen bewirkt wird, wie dies ja von zahlreichen Infusorien schon bekannt ist. Im übrigen stimmt die Teilung unseres Infusors mit derjenigen der anderen Balantidien überein und verweise ich besonders auf die vortreffliche Schilderung, welche Stein[2] von der Teilung des B. entozoon gegeben hat. Konjugationsstadien habe ich nicht beobachtet. Die Encystierung kann man leicht auf dem Objektträger verfolgen, sie zeigt keine Abweichung von den Vorgängen, welche bei den anderen Balantidien beobachtet wurden, doch besitzt die fertige Cyste im Gegensatz zu den letzteren meist ovale Gestalt, während sie dort kuglig ist.

[1]) cf. Schewiakoff, l. c., der ähnliche Verhältnisse bei den meisten holotrichen Infusorien beobachtet hat.
[2]) l. c. S. 316.

Um die am leichtesten erkennbaren Unterschiede des B. minutum gegenüber den anderen Balantidien noch einmal kurz zusammenzufassen, gebe ich eine Übersicht aller bisher bekannten Vertreter dieser Gattung in Gestalt eines Bestimmungsschlüssels.

1. Peristom bis zum Äquator des Körpers oder weiter reichend, Schlund vorhanden	2
Peristom viel kürzer, Schlund fehlt	3
2. 4 kontraktile Vacuolen, Kern nierenförmig, Cyste kuglig	B. entozoon Clap. Lachm.
1 kontraktile Vacuole, Kern kuglig, Cyste oval	B. minutum Schaudinn
3. 2 kontraktile Vacuolen	4
1 kontraktile Vacuole, Kern oval, Cyste kuglig	B. duodeni Stein
4. Körpergestalt langgestreckt, spindel- oder walzenförmig	B. elongatum Stein
Körpergestalt oval	B. coli Stein

II. Nyctotherus faba[1]) n. sp.

(Fig. 3 u. 4.)

Körpergestalt bohnenförmig, dorsoventral etwas abgeplattet; der linke Seitenrand ist konvex, der rechte konkav und in der Mitte nieren- oder bohnenförmig ausgerandet. Während das Vorderende etwas nach rechts gebogen ist und an der rechten Seite sanft abgestutzt erscheint, ist das Hinterende breit abgerundet. Länge 26—28 μ, Breite 16—18 μ, Dicke 10—12 μ. Schon durch diese winzigen Dimensionen unterscheidet sich unsere Art leicht von allen bekannten Vertretern dieser Gattung, die zwei- bis dreimal so groß sind.

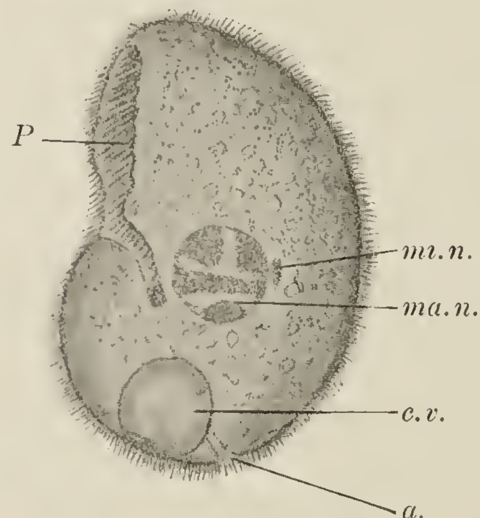


Fig. 3.

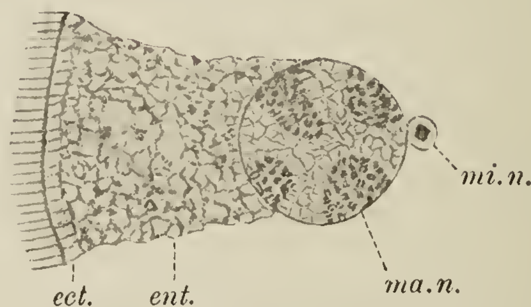


Fig. 4.

Fig. 3. Nyctotherus faba nach dem Leben.
Fig. 4. Teil eines Schnittes durch N. faba bei starker Vergrößerung (1 : 1200), wie Fig. 2.

Das Peristom (Fig. 3 *P*) ist ein schmaler Längsspalt dicht am rechten Körperrande. Er beginnt kurz hinter dem Vorderende und zieht, sich etwas nach der ventralen Seite krümmend, bis zum Äquator des Körpers herab. Der rechte Rand dieses Spaltes trägt die gewöhnlichen Körperwimpern, der linke die großen adoralen Cilien. Im Äquator vertieft sich die Peristomspalte zu einer röhrenförmigen Schlundeinsenkung, die von der ventralen Seite nach links und dorsalwärts verläuft und schräg nach hinten gerichtet ist. Die adoralen Wimpern erstrecken sich in den Schlund hinein. Im Gegensatz zu den anderen Arten dieser Gattung ist bei N. faba

[1]) faba = die Bohne.

der Schlund viel kürzer, er ist kaum halb so lang als der übrige Teil der Peristomrinne. Das Ende des Schlundes wird von einem stärker lichtbrechenden, feinkörnigen, pfropfartigen Plasmaklumpen geschlossen (cf. Fig. 3). Aufnahme von festen Nährkörpern durch den Schlund konnte ich nie beobachten, auch finden sich im Weichkörper niemals geformte Nährstoffe, der Organismus scheint demnach nur flüssige Nahrung zu sich zu nehmen. Der Eingang des Schlundes zeigt keine Leitborste, wie bei N. cordiformis Stein[1]).

Die Bewimperung der Körperoberfläche ist sehr fein und zart, die Cilien kurz (3—4 μ). Eine Streifung der Oberfläche ist nicht wahrzunehmen. Eine sehr dünne, hyaline Ektoplasmaschicht (Fig. 4 *ect.*) setzt sich ziemlich scharf von dem granulierten, gröber strukturierten Entoplasma (Fig. 4 *ent.*) ab. Die erstere wird bei unserer Form nur von einer einzigen Alveolenlage gebildet, die in Gestalt eines regelmäßigen Alveolarsaumes unter der Pellicula wahrzunehmen ist (Fig. 4 *ect.*). Das Entoplasma ist grobmaschig und reichlich mit Körnern erfüllt; im Gegensatz zu Balantidium minutum fehlen hier große Nährungsvacuolen, das Entoplasma ist hier viel gleichmäßiger strukturiert (Fig. 4 *ent.*).

N. faba besitzt nur eine große kontraktile Vacuole, die am Hinterende, etwas rechts von der Mitte gelegen ist, sie entleert alle 18—20 Sekunden ihren Inhalt durch die links von ihr ausmündende Afterröhre (Fig. 3 *a*) nach außen.

Das Hauptmerkmal unserer Spezies ist der Makronucleus (Fig. 3 u. 4 *ma.n.*). Derselbe liegt stets in der Äquatorialebene der Zelle, besitzt kuglige Gestalt und einen Durchmesser von 6 – 7 μ. Er zeigt einen sehr merkwürdigen Bau, der unsere Form sehr leicht von allen anderen Vertretern dieser Gattung unterscheiden läßt. Das Chromatin erfüllt nämlich nicht gleichmäßig in Gestalt feiner Körner das Alveolenwerk des Linins, sondern es hat sich zu vier bis fünf soliden, großen Körpern vereinigt, welche der Kernmembran anliegen und verschiedene Gestalt aufweisen; sie sind bald kuglig, bald scheiben-, band- oder stabförmig und auch im Leben an ihrem stärkeren Lichtbrechungsvermögen leicht zu erkennen. Diese Chromatinkörper zeigen eine sehr dichte, körnige Struktur und färben sich mit Kernfarbstoffen sehr stark, während die zwischen ihnen befindlichen Teile des Kernes, die von einem Alveolensystem des Linins ausgefüllt werden, ganz ungefärbt bleiben.

Der Mikronucleus ist etwa 1—$1^1/_2\,\mu$ groß und liegt der Membran des Makronucleus meist dicht an, er ist bald kuglig, bald zeigt er die Gestalt eines Kommas (Fig. 3 *mi.n.*).

Teilungs- und Konjugationsstadien habe ich nicht beobachtet. Die Cyste des Infusors ist oval und von der ähnlichen des Balantidium durch den merkwürdigen Kern mit seinen großen Chromatinbrocken gut unterschieden. N. faba ist gegenüber seinen Gattungsgenossen wohlcharakterisiert, erstens durch seine winzige Größe, zweitens durch den kurzen (rudimentären?) Schlund, drittens durch den eigentümlichen Makronucleus, so daß eine Unterscheidung keine Schwierigkeiten bereiten dürfte. — Als diese Zeilen niedergeschrieben wurden, brachte mir Herr Stabsarzt Dr. Schultz Stuhl von einem anderen Patienten aus der II. medizinischen Klinik zu Berlin, der auch Infusorien enthielt. Es war ebenfalls Balantidium minutum, während der Nyctotherus fehlte. Herr Dr. Schultz wird, wie ich glaube, selbst über seinen Fall berichten. In beiden Fällen waren die Infusorien bei Diarrhöe massenhaft vorhanden, sobald der Stuhl aber fester wurde, verschwanden dieselben, es ließen sich dann nur ganz wenige Cysten nachweisen; wurde nun ein Abführungsmittel gegeben, so traten in dem dünnflüssigen Stuhl auch wieder die Infusorien in Masse auf. Dieses Verhalten spricht dafür, daß die beiden Infusorien

[1]) Stein, l. c. S. 339.

nicht im Mastdarm, sondern weiter oben im Dünndarm oder gar Duodenum leben, wo ja der Darminhalt immer eine flüssige Konsistenz besitzt; bei dieser Annahme würde es erklärlich sein, daß sie nur bei Durchfall zu beobachten sind, sie würden eben bei der schnellen Stuhlentleerung mitgerissen werden und nach außen gelangen.

Daß diesen Infusorien eine pathogene Bedeutung zukommt, ist nicht wahrscheinlich, wenigstens weiß man von ihren Gattungsgenossen, die hauptsächlich bei den Amphibien sehr verbreitet sind, daß es ziemlich harmlose Kommensalen sind.

Da in der kurzen Zeit seit der Entdeckung des Balantidium minutum schon zum zweitenmal dieser Infusor beim Menschen konstatiert ist, dürfte diese Form vielleicht häufiger vorkommen und wäre es wünschenswert, wenn die Herren Mediziner darauf achteten. Bei manchen Berichten, in denen von Balantidium coli die Rede ist, mag vielleicht auch B. minutum vorgelegen haben, denn ich glaube, daß nicht viele Mediziner so geübte Protozoenkenner sind, um ein Infusor genau zu untersuchen und zu bestimmen, denn leicht ist diese Untersuchung meistens nicht. Wir Zoologen sind jedenfalls geübter in derartigen Beobachtungen und sind auch den Medizinern sehr dankbar, wenn sie uns ihr Material zur Beobachtung überlassen. Gerade die neueren Untersuchungen auf dem Gebiete der parasitischen Protozoen (besonders die Malariafrage und die Coccidienforschung) machen ein engeres Zusammengehen der medizinischen und zoologischen Wissenschaft auf diesem Gebiet wünschenswert.

Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen.

I. Bacillus bütschlii n. sp.

Hierzu untere Hälfte der Tafel XVII und Tafel XVIII.

Bei meinen Untersuchungen über freilebende und parasitäre Protozoen sind mir im Laufe der Jahre auch eine Anzahl z. T. sehr interessanter Protophyten zu Gesicht gekommen. Über einige derselben, die mir besonders merkwürdig oder wichtig vorkamen, habe ich Beobachtungen und Notizen gesammelt, bei einzelnen auch systematische Untersuchungen angestellt. Ich beabsichtige diese Studien, die teils aphoristischen Charakter tragen, teils detaillierter ausgeführt sind, in einer Reihe von Einzelabhandlungen allmählich zu veröffentlichen, in der Hoffnung, daß dieselben doch hier und da Anregung zu neuen Untersuchungen bieten. Sie sollen einen durchaus anspruchslosen Charakter tragen, weil ich Zoologe bin und den botanischen Fachgenossen vielleicht nicht viel Neues werde sagen können. Aus diesem Grunde bitte ich auch um Entschuldigung, wenn ich die ausgedehnte botanische Literatur nicht beherrschen kann und daher in manchem zu wenig Rücksicht darauf nehmen sollte.

Die folgende Abhandlung befaßt sich mit einem Organismus aus der Gruppe der Bakterien. Derselbe wurde von mir bei Gelegenheit von Untersuchungen der parasitären Protozoen der Küchenschabe, Periplaneta orientalis entdeckt. Er besitzt auffallende Größe und ermöglichte daher Studien über seinen feineren Bau, seine Teilung und endogene Sporenbildung. Letztere war von besonderem Interesse, weil stets zwei Sporen in dem Stäbchen gebildet wurden. In der bakteriologischen Literatur begegnet man Angaben über zweisporige Bazillen nur selten. Meist betrachtet man das Vorkommen von zwei Sporen als eine Anomalie. Der einzige Fall, in dem angeblich stets zwei Sporen in der Zelle gebildet werden sollen, wurde, soweit ich die Literatur habe ermitteln können, von Kern (1881) beschrieben. Dieser Autor entdeckte bei der Untersuchung des Kefirs ein großes Bakterium, bei dem jede Zelle an beiden Polen je eine Spore bildet, weshalb er die Form Dispora caucasica nannte. Da aber die Kritik (cf. Migula 1897, S. 160) sich etwas skeptisch den Angaben Kerns gegenüber verhielt, wird man eine Nachuntersuchung seiner Befunde abwarten müssen. Ob für zweisporige Angehörige der Gattung (oder vielleicht höhere Gruppe?) Bacillus eine besondere Untergattung, die dann den Namen Dispora führen würde, aufgestellt werden kann, wage ich nicht zu entscheiden. Bei meiner Form ist die Zweisporigkeit ein konstantes Merkmal.

Die Hauptursache, weshalb ich mich veranlaßt fühle, meine Beobachtungen über diesen Bacillus des Schabendarms zu veröffentlichen, liegt aber in den merkwürdigen Vorgängen, die ich vor dem Auftreten der Sporen an den Zellen beobachtete. Sie bestehen in der Ausbildung einer Scheidewand in der Zelle, also Teilung des plasmatischen Inhalts und darauf folgender Verschmelzung nach Resorption der Scheidewand. Dieser Vorgang erinnerte mich lebhaft an die neuesten Entdeckungen über die Kopulation von Actinosphaerium (cf. R. Hertwig 1898) unter den Protozoen. Hier teilt sich die Zelle in zwei, die dann nach Ausstoßung von Richtungskörpern wieder verschmelzen. Ich wurde durch meine Beobachtungen an dem Schabenbacillus auch zu der Vorstellung geführt, daß die Vorgänge vor der Bildung der Sporen als eine primitive Art der Selbstbefruchtung aufzufassen sind. Ich hoffe, daß diese Beobachtungen die Diskussion über die Frage nach den ersten Anfängen der Befruchtungsvorgänge und nach dem Vorkommen derselben bei den niedersten Lebewesen, die wir kennen, anregen wird.

Von besonderem Interesse ist die Kernfrage bei den Bakterien, die, wie bekannt, noch ungelöst ist. Die schroffen Gegensätze, wie sie besonders in Bütschlis und A. Fischers Schriften uns entgegentreten, beweisen, wie schwierig diese Verhältnisse zu deuten sind. Auch in dieser Frage habe ich mir die im folgenden zu entwickelnde Ansicht selbständig gebildet, dieselbe soll zunächst nur für die vorliegende Form ausgesprochen werden. Beeinflußt wurde meine Auffassung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanz während des vegetativen Zustandes der Bakterienzelle nur von den neueren Entdeckungen auf dem Gebiet der Protozoenkunde (cf. den Abschnitt über die Deutung der Befunde); besonders meine eigenen Beobachtungen über die multiple Kernvermehrung und die diffuse Verteilung der Kernsubstanzen bei Foraminiferen, Vorgänge, die inzwischen auch bei anderen Protozoen entdeckt wurden, haben mich hierzu geführt. In der Literatur finde ich übrigens die Idee von der diffusen Verteilung der Kernsubstanz im Plasma der Bakterienzelle schon bei Weigert (1887), wahrscheinlich ist sie auch schon von anderen ausgesprochen worden. Ich bin aber weit davon entfernt, meine Einzelbeobachtungen an diesem zweifellos eigenartigen Bacillus zu verallgemeinernden Schlüssen auf andere Bakterien zu verwerten. Ebenso wie bei den Protozoen bin ich auch hier der Ansicht, daß nichts gefährlicher ist, als bei den Einzelligen allgemeingültige Anschauungen von wenigen Einzelstudien zu abstrahieren. Die Mannigfaltigkeit und Verschiedenheit der Entwicklungsvorgänge bei den Protisten ist so groß, daß scheinbar ähnliche Organismen in ihrer Entwicklung ganz gewaltige Unterschiede aufweisen können. Das zeigen besonders deutlich die neueren Protozoenstudien (cf. z. B. Coccidien).

Schließlich sei noch erwähnt, daß der Bacillus der Küchenschabe besonders geeignet ist, um die alveoläre Plasmastruktur im Sinne Bütschlis zu demonstrieren. Ich habe bei vielen Protozoen schon derartige Strukturen in deutlicher Weise auch am lebenden Objekt beobachtet, aber noch selten mit so vorzüglicher Klarheit ausgeprägt gefunden, wie bei diesem Spaltpilz. Ich kann denselben jedem, der an dem Vorkommen solcher Strukturen im lebenden Plasma zweifelt und dieselben für Kunstprodukte erklärt, zum Studium empfehlen. Um meiner Verehrung gegen den Begründer und Verfechter der Anschauungen über die Alveolarstruktur des Protoplasmas Ausdruck zu verleihen, nenne ich das Objekt der folgenden Untersuchung Bacillus bütschlii.

Material und Untersuchungsmethoden.

Der große zweisporige Bacillus, der im folgenden eingehend geschildert werden soll, lebt zusammen mit einer großen Anzahl anderer Protophyten und Protozoen im Mitteldarm der

Küchenschabe, Periplaneta orientalis. Seine auffallende Größe und die langsame gravitätische Art seiner Bewegung sind so charakteristisch, daß es nicht schwer fällt, ihn von den fast stets in großen Mengen vorhandenen anderen Parasiten, selbst bei schwacher Vergrößerung, zu unterscheiden.

Verwechslungen mit den dort lebenden Amoeben, Flagellaten, Gregarinen und sonstigen Protozoen sind ausgeschlossen; außer diesen häufigen Mitbewohnern von ähnlicher Größe, kommen die zahlreichen, viel kleineren Spaltpilze (Bazillen, Kokken und besonders reichlich Spirillen) sowie die häufig zu findenden Hefepilze gar nicht in Frage. Leider gehört der Bacillus bütschlii zu den selteneren Parasiten der Schabe; ich fand ihn in Berlin nur bei ca. 3 % der meist aus Bäckereien stammenden Insekten. Wenn man daher reichlicheres Material haben will, muß man selbst die Infektion der Schaben vornehmen. Dies ist nicht sehr schwierig, wenn man erst die Sporen des Bacillus in den entleerten Faeces erkennen gelernt hat. Man braucht dann nur die Faeces mit den Sporen an die Schaben zu verfüttern, um nach 3—4 Tagen reiche Ansammlungen der Bazillen in allen Stadien der Entwicklung im Darmkanal des infizierten Tieres zu finden. Am sichersten geht man, wenn man wartet, bis die gefütterte Schabe selbst wieder Sporen entleert, dann hat man im Darm ohne Zweifel Teilungs- und Sporulationsstadien beieinander.

Bei der Untersuchung der Faeces auf Sporen muß man sich vor der Verwechslung mit Mikrosporidiensporen hüten. Fast regelmäßig finden sich die Dauerstadien eines Nosema, die in Größe, Gestalt und Lichtbrechungsvermögen Ähnlichkeit mit den Sporen unseres Bacillus haben in den Exkrementen. Am einfachsten ist die Unterscheidung, wenn die Membran des Bacillus noch die beiden Sporen verbindet. Ist diese aber aufgelöst, was meistens der Fall sein dürfte, so bleibt als einziges, nicht ganz leicht zu erkennendes Unterscheidungsmerkmal, eine helle Stelle in der Sporenmembran an einem Pol der Bacillusspore (Membrandefekt der äußeren Sporenhülle, an der Stelle, an welcher der Bacillus später auskeimt), die der Nosemaspore fehlt. Letztere zeigt dafür an einem Pol die Polkapsel, in der man bei stärkster Vergrößerung oft recht deutlich den spiralig aufgerollten Polfaden erkennen kann.

Für das Studium der Teilung des Bacillus muß man den Darminhalt stets schnell untersuchen; nachdem man mit schwacher Vergrößerung das Vorhandensein der Bazillen festgestellt hat, bringt man schnell ein Tröpfchen des Darminhalts auf ein mit Wachsfüßchen unterstütztes Deckglas, legt es auf den Objektträger und umrandet es mit Vaseline. Wenn man den Darminhalt längere Zeit der Luft aussetzt, wird man nur selten die Teilung beobachten können, sondern die meisten Bazillen schicken sich dann schnell zur Sporenbildung an. Die Beobachtung der letzteren bereitet daher geringere Schwierigkeiten. Die Bewegung der Stäbchen ist nicht sehr lebhaft und stört daher nicht in so hohem Maße bei der Beobachtung wie bei anderen Bakterien. Für das genauere Studium der Teilung und Sporenbildung muß man die Wachsfüßchen des Deckglases soweit herabschmelzen (mit einer heißen Nadel), daß die Bazillen gerade festgelegt werden. Natürlich muß dies mit der nötigen Vorsicht geschehen, damit keine Hemmung der normalen Entwicklung eintritt.

Die bedeutende Größe des Bacillus gestattet leicht ihn auch ganz isoliert zu beobachten.

Ich habe mit einer feinen Glaskapillare die einzelnen Stäbchen aus dem Darminhalt heraus gefangen und in die feuchte Kammer übertragen. Hier wird man in der Beobachtung nicht durch die Bewegungen der anderen Mitbewohner des Darmes gestört. Als Beobachtungsmedium benutzte ich stets filtrierte Darmflüssigkeit derselben Küchenschabe, der ich den Bacillus entnahm. Dies geschieht leicht in folgender Weise: Auf ein Deckglas legt man ein. Stückchen feinsten Filtrierpapiers, zieht dann den Darm aus der Schabe heraus und legt ihn auf das

Filtrierpapier, um ihn der Länge nach aufzuschneiden; während man nun ein Tröpfchen des Darminhalts auf einen anderen Objektträger bringt und mit der Kapillare die Bazillen herausfischt, sickert aus dem Rest des Darminhalts so viel durch das Filtrierpapier hindurch, daß das darunter befindliche Deckglas mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht bedeckt ist. Man entfernt nun vorsichtig das Filtrierpapier, indem man es mit dem Darminhalt senkrecht abhebt und bläst den Inhalt der Kapillare auf die Flüssigkeitsschicht. Das Deckglas wird dann sofort auf die feuchte Kammer gelegt und untersucht. Mit einiger Übung geht die ganze Manipulation sehr schnell. Bei gut gelungenem Präparat bleiben die Bazillen oft 10—12 Stunden gut beweglich, die Teilung geht, wenn begonnen, normal weiter, ebenso die Sporenbildung.

In ähnlicher Weise verfuhr ich auch bei dem Studium der Auskeimung der Sporen. Die trockenen Faeces, in denen ich das Vorhandensein der Sporen festgestellt hatte, wurden fein gerieben und etwas von dem Pulver in die filtrierte Darmflüssigkeit gebracht. Die Auskeimung begann dann bei einzelnen Sporen meist nach 2—3 Stunden. Eine weitere Entwicklung der ausgekeimten Bazillen konnte ich aber nicht erreichen. Stets starben sie nach 8—10 Stunden ab, während bei der künstlichen Infektion des Darmkanals der lebenden Schaben stets eine lebhafte Wachstums- und Teilungsperiode der ausgekeimten Bazillen zu konstatieren war und erst nach 2—3 Tagen die Sporenbildung einsetzte. Es empfiehlt sich auch zum bequemen Studium der Auskeimung die Verfütterung der Sporen an nicht infizierte Schaben, weil im Darmkanal der Prozentsatz der auskeimenden Sporen ein größerer ist (cf. den Abschnitt über die Auskeimung der Sporen). Ebensowenig wie in dem Darmsaft außerhalb des Körpers der Schabe, gelang mir die Zucht des Bacillus auf künstlichen Nährböden. Da aber die Isolierung der Stäbchen wie Beobachtung der Entwicklung derselben auch ohne Reinkulturen ohne Schwierigkeit zu bewerkstelligen war, habe ich nicht viel Zeit auf diese Experimente verwendet und verzichte daher auf eine eingehende Schilderung meiner negativen Befunde.

Die Konservierung der Bazillen und Anfertigung der Dauerpräparate erfolgte nicht nach den in der Bakteriologie üblichen Trockenmethoden, sondern nach dem in der Protozoenforschung in neuerer Zeit angewandten Verfahren, auf feuchtem Wege. Im wesentlichen bediente ich mich der Methode, welche ich bei dem Studium der parasitären Protozoen, besonders der Coccidien schon eine Reihe von Jahren mit Erfolg benutzt habe. Ich verweise auf die ausführliche Darstellung, welche ich in meiner Arbeit über Coccidium schubergi (Zool. Jahrb. v. 13 1900 S. 207) gegeben habe. Die Ausstriche des Darminhalts wurden in derselben Weise wie dort geschildert angefertigt. Zur Fixierung der Ausstriche wurden die verschiedensten Flüssigkeiten probiert. Am besten wirkten für die Bazillen, ebenso wie für die von mir untersuchten Protozoen, heißer Sublimatalkohol in der von mir angegebenen Mischung (2 Teile konzentrierte wässerige Sublimatlösung und 1 Teil Alcohol absolut.) und Osmiumsäuredämpfe. Diese beiden Mittel ergaben weder Schrumpfung noch Quellung der ziemlich empfindlichen Bazillen. Essigsäurezusatz zu der Sublimatmischung, der für viele Organismen empfehlenswert ist, brachte bei den Bazillen störende Quellungen hervor.

Starker Alkohol führte fast regelmäßig zur Plasmolysierung des Inhalts der Bakterienzelle. Auch die sonst vorzügliche Dienste leistende Herrmannsche (Platinchlorid-Osmiumessigsäure) und Flemmingsche (Chrom-Osmiumessigsäure) Lösung bewirkte Kunstprodukte an den Bakterien. Die verschiedenen Pikrinsäuremischungen wirkten durchweg schlecht. Die übliche Trockenmethode wurde nur für die Geißelfärbung nach Löffler angewandt, für das feinere Studium des Inhalts der Bazillen ist sie ganz unbrauchbar.

Die mit heißem Sublimatalkohol fixierten Deckglasausstriche des Darminhalts werden

in der üblichen Weise mit Jod-Alkohol ausgewaschen, die mit Osmiumsäure fixierten kurze Zeit in Wasser abgespült und beide Arten dann in Alkohol von langsam steigender Konzentration sehr allmählich gehärtet.

Als bestes Färbungsmittel für die feineren Strukturen der Bakterienzelle hat sich die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung bewährt, die alle Abstufungen der Tinktion ermöglicht. Nächstdem gibt auch Grenachers Hämatoxylin, saures Delafieldsches Hämatoxylin nach Bütschlis Angaben, Mayers Hämalaun, Boraxkarmin, Fuchsin, Gentianaviolett, Kaisertinte, Methylenblau (mit und ohne Eosin) gelegentlich brauchbare Färbungen. Näheres darüber wird bei Besprechung der Einzelheiten der Strukturen angegeben werden.

Lebendfärbung mit Methylenblau wurde auch versucht, ohne Vorteile für die Beobachtung zu ergeben; eine deutliche Färbung trat erst beim Absterben der Bazillen ein. Neutralrot färbte ebensowenig irgendwelche Bestandteile der lebenden Zelle. Im allgemeinen kann ich bezüglich des vorliegenden Objekts überhaupt sagen, daß die meisten zu schildernden Strukturen schon ohne weiteres bei gutem Licht und zweckmäßiger Abblendung an der lebenden Zelle so deutlich zu erkennen waren, daß die Konservierung und Färbung, wenn sie gut gelang, im wesentlichen nur eine Bestätigung der am lebenden Objekt beobachteten Erscheinungen ergab.

Als Beobachtungsmedien oder Einschlußmittel für die fixierten und gefärbten Objekte kamen außer Wasser, Glyzerin, essigsaures Kali, Nelkenöl, Zedernöl, Kanadabalsam in Anwendung.

Es wurde ein Mikroskop von Zeiß mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 6, 8, 12, 18 benutzt. Zum Aufsuchen und Verschieben der Objekte stand der große Kreuztisch von Zeiß zur Verfügung. Meist wurde starkes künstliches Licht (Auerlicht, Acetylen- und Zirkonlicht) benutzt, die Strukturen des lebenden Objekts sind bei künstlicher Beleuchtung deutlicher als bei Tageslicht.

Gestalt und feinerer Bau der vegetativen Stadien des Bacillus bütschlii.

Die Gestalt des Bacillus bütschlii ist die eines langgestreckt zylindrischen Stäbchens mit halbkuglig abgerundeten Enden und kreisförmigem Querschnitt. Biegung des Stäbchens findet man äußerst selten; der Grund ist dann stets in Hemmnissen bei der Vorwärtsbewegung zu suchen, nach Überwindung derselben nimmt der Bacillus immer wieder seine gerade gestreckte Gestalt an. Die abgerundeten Pole des Stabes sind mit einer Ausnahme gleich. Letztere bezieht sich, wie wir sehen werden, auf Stäbchen, welche vor kurzem erst die Teilung durchgemacht haben. Bei diesen ist der an der Durchschnürungsstelle gebildete neue Pol stets eine Zeitlang weniger gewölbt als der alte (Fig. 8). Anfangs ist er sogar gerade abgestutzt. Dieses ist ein ganz charakteristisches Merkmal für unseren Organismus. Die Größe der Stäbchen schwankt zwischen bedeutenden Grenzen, besonders gilt dies von der Längsausdehnung, während der Querdurchmesser konstanter ist. Die geringste gefundene Länge eines beweglichen Stäbchens betrug 24 μ, die größte 80 μ; die Dicke schwankte nur zwischen 3 und 6 μ. Am häufigsten findet man die Stäbchen mit einer Länge von 50—60 μ und einer Breite von 5—6 μ. Ein konstantes Verhältnis zwischen Länge und Dicke besteht nicht. Unsere Form gehört hiernach zu den größten Bazillen die wir kennen.

Die Größe des Spaltpilzes gestattet ihn schon mit schwacher Vergrößerung zu erkennen. Sein Lichtbrechungsvermögen im vegetativen Zustande ist nicht bedeutend. Man

bemerkt aber schon bei 500facher Vergrößerung, daß er scharf und glatt konturiert ist und daß sein Inhalt nicht homogen, sondern fein und gleichmäßig granuliert erscheint. Bei Anwendung stärkerer Systeme (etwa 1000fache Vergrößerung) löst sich dies Bild der Granulierung in das eines zarten gleichmäßigen Netzwerks auf, dessen Knotenpunkte von den bei schwacher Vergrößerung allein sichtbaren stärker lichtbrechenden Körnchen eingenommen werden. Die Figuren 1—8 zeigen dieses äußerst zierliche und regelmäßige Netzwerk, das ich für den optischen Ausdruck eines Alveolensystems im Sinne Bütschlis halte. Eine Färbung des Bacillus habe ich nicht nachweisen können, vielmehr erschien Inhalt wie Membran stets wasserhell.

Die Zelle ist umgeben von einer ziemlich derben, deutlich doppelt konturierten Membran, die ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt als der Zellinhalt. Sie ist widerstandsfähig gegen Druck; man kann sie isoliert erhalten, wenn man den Zellinhalt ausdrückt. Bei konservierten und gefärbten Zellen gelingt es häufig auch, sie unter Anwendung quellender Mittel (z. B. Essigsäurezusatz) zur Abhebung von dem Zellinhalt zu bringen (Fig. 54, 1*c*). Viele Farbstoffe (besonders die Hämatoxyline und Methylenblau), die zur Anwendung kamen, färbten die Substanz der Membran etwas dunkler als den Inhalt (s. die Figuren). An der isolierten Membran (zuweilen auch an der intakten) kann man mit stärksten Vergrößerungen feststellen, daß sie nicht strukturlos ist. Im optischen Längsschnitt wechseln hellere und dunklere Stellen ab (Fig. 1*b*, *c*); bei Betrachtung von der Fläche erscheint das Bild eines Netzwerks, dessen Fäden verhältnismäßig dicker, stärker lichtbrechender und stärker färbbar sind als die des Inhalts der Zelle, während die Maschenräume kleiner erscheinen (Fig. 1*d*). Ich vermute, daß diese Bilder ebenfalls der Ausdruck einer alveolaren Struktur sind und stelle mir vor, daß die Membran durch Verdichtung der äußersten Alveolenlage des Plasmas entsteht (daher die dickeren und dunkleren Alveolarwände). Eine ähnliche Netzstruktur der Membran hat auch Bütschli (1890, S. 8, 1896, S. 12) bei Chromatium und Schewiakoff (1893, S. 7) bei Achromatium beobachtet. Beide Autoren hatten auch die Membran ihrer Objekte durch Pressen von ihrem Inhalt entleert und sprechen dieselbe Ansicht aus wie ich.

Die Membran gibt nicht die Cellulosereaktion. Mit schwacher Jodlösung färbt sie sich gelblich. Mit Millons Reagens nimmt sie eine zart rosa Färbung an. In Pepsin-, Trypsinlösung und 5prozentiger Kalilauge bleibt sie erhalten, löst sich aber in konzentrierter Kalilauge und Schwefelsäure. Sie scheint demnach aus einer ähnlichen Eiweißsubstanz zu bestehen, wie es Nencki und Schaffer (1899, S. 461) und andere bei einigen Bakterien, Bütschli bei Chromatium, Schewiakoff bei Achromatium ermittelt haben.

Bevor ich zur Besprechung des Inhalts der Membran übergehe, will ich das Wenige, was ich über die Bewegung und die Bewegungsorganellen, die Geißeln ermittelt habe, erwähnen. Aktive Gestaltsveränderungen der Zelle habe ich, wie erwähnt, nicht beobachtet; die einzigen Bewegungen, die ich finde, bestehen in ziemlich langsamem Vorwärts- und Rückwärtsgleiten in gerader Richtung. Nachdem die Zelle eine Strecke weit in einer Richtung sich langsam und stetig fortbewegt hat, steht sie momentan still und bewegt sich in entgegengesetzter Richtung zurück. Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man leicht, daß sie sich hierbei um ihre Längsachse dreht. Stößt sie bei der Vorwärtsbewegung auf ein Hindernis, so kommt es vor, daß das Stäbchen sich etwas krümmt, um sich nach Überwindung des Hemmnisses wieder gerade zu strecken. Häufig aber beginnt auch sofort beim Anstoßen an einen Fremdkörper wieder die Rückwärtsbewegung. Die eigentümlich zitternde und wackelnde Bewegung, welche bei manchen Bazillen beschrieben wird, habe ich bei unserem Bacillus nicht wahrgenommen. Am

lebenden Objekt habe ich mich nicht sicher von dem Vorhandensein der Geißeln überzeugen können, bisweilen glaubte ich an den Polen einzelne Fäden schlagen zu sehen, kam aber nie zu einem ganz sicheren Resultat. Daß aber solche Gebilde schon im Leben vorhanden sein müssen, erkennt man deutlich an den strudelnden und tanzenden Bewegungen, in welche die kleinsten Granulationen des umgebenden Mediums rings um das Stäbchen bei seinem Vorwärtsgleiten versetzt werden. Ferner ist es leicht zu beobachten, daß diese kleinen Fremdkörper auch in Momenten der Ruhe nie bis zur Oberfläche der Membran gelangen. Die Zelle ist stets von einem ganz hellen, körnchenfreien Hofe rings umgeben.

An Trockenpräparaten, die mit Kaisertinte oder nach Löffler (auch mit einfacher Fuchsinfärbung gelingt zuweilen die Darstellung der Geißeln) gefärbt sind, kann man feststellen, daß die ganze Oberfläche der Zelle dicht mit langen Geißeln besetzt ist (Fig. 1*a*). Die einzelnen Geißeln sind scheinbar gleich lang. Bisweilen schienen mir an den Polen stärkere Geißelschöpfe vorhanden zu sein; indessen ist es möglich, daß dies Kunstprodukte sind. Die einzelnen Fäden sind im Präparat leicht geschlängelt. Sie lassen sich in ihrem Verlauf nicht ganz bis zur Membran der Zelle verfolgen, sondern scheinen in einer homogenen Hüllsubstanz, welche die ganze Zelle umgibt, ihren Ursprung zu nehmen (Fig. 1*a*). Diese Hülle ist auch bei anderen Bakterien bekannt, man faßt sie wohl als einen gallertig verquollenen äußeren Teil der Membran auf. Hiernach weichen die Geißelverhältnisse unseres Organismus nicht von den bei anderen Bazillen festgestellten Erscheinungen ab. Einen feineren Bau der Geißeln habe ich nicht konstatieren können, muß aber gestehen, daß ich mich mit dieser Frage wenig abgegeben und nur wenige Färbungsversuche vorgenommen habe.

Der Inhalt der Membran, den wir jetzt genauer betrachten wollen, ist wie erwähnt, nach meiner Auffassung alveolär gebaut. Optisch dokumentiert sich diese Struktur als Netzwerk. Dasselbe ist sehr fein und gleichmäßig, wenigstens bei lebensfrischen intakten Zellen, während beim Absterben größere Vacuolen auftreten (Fig. 57—59). Der Durchmesser der einzelnen Netzmaschen schwankt zwischen 0,5 und 1 μ. Die oberflächliche Alveolenlage unter der Membran ist regelmäßig radiär angeordnet; hierdurch entsteht im optischen Durchschnitt das Bild eines sogenannten „Alveolarsaumes“ (Bütschli, cf. Fig. 1—8, 1*b*, 1*c* usw). Auch an Stellen, wo die Membran sich abgehoben hat (Fig. 1*c*), kann man oft noch den Alveolarsaum wohlerhalten finden. Innerhalb dieser regulären Alveolarschicht sind die Netzmaschen unregelmäßiger angeordnet. Im Querdurchmesser der Zelle zählt man 5—6 solcher Alveolen. Im Leben ist der Alveoleninhalt (die Maschenräume) ganz hell und augenscheinlich aus einer dünnflüssigen wasserhellen Substanz gebildet, die Wände (Netzfäden) sind etwas stärker lichtbrechend, die Ecken (Knotenpunkte) von noch stärker lichtbrechenden Körnchen eingenommen (cf. Fig. 1—8). Der regelmäßige Alveolarsaum erscheint als eine hellere die innere Alveolarmasse umgebende Zone. Er bedingt eine unscharfe Abgrenzung eines dunkleren Zentralteils von einem helleren peripheren Teil. Der erstere dürfte vielleicht dem „Zentralkörper“, welchen Bütschli von anderen Bakterien beschrieben hat und den er für den Kern der Bakterienzelle anspricht, entsprechen. Bei meinem Objekt ist dieser innere Teil aber weder am lebenden, noch am gefärbten Objekt so scharf abgegrenzt, daß ich ihn für ein morphologisch dem Zellkern ähnliches Gebilde ansprechen könnte. Der oberflächliche Alveolarsaum setzt sich nicht schärfer vom übrigen Inhalt ab als bei vielen Protozoen.

Am gut fixierten und gefärbten Präparat tritt die Netzstruktur meist noch deutlicher hervor als am lebenden Objekt (Fig. 32). Mit allen sogenannten Kernfarbstoffen (Hämatoxylin, Karmin) färben sich die Körnchen in den Knotenpunkten des Netzwerks intensiver als die

übrigen Strukturbestandteile und behalten auch die Färbung beim Ausziehen am längsten. Bei der Färbung mit Delafieldschem saurem Hämatoxylin (nach Bütschli) nehmen manche derselben eine rote Färbung an, während andere violett oder blau erscheinen. Auch mit Methylenblau (Höchst) habe ich einzelne Körnchen an absterbenden Zellen schön rot gefärbt gefunden. Mit der Romanowskyschen Methode (Methylenblau-Eosin) wird ebenfalls nur ein Teil der Körnchen rot gefärbt, andere erscheinen violett, andere ganz blau.

Ich stehe bezüglich des färberischen Nachweises von Kernsubstanzen auf dem Standpunkt A. Fischers und habe die Überzeugung, daß die Färbbarkeit des sog. Chromatin nicht ein chemischer, sondern ein physikalischer Vorgang ist. Zu dieser Anschauung dürfte jeder vorurteilslose Beobachter kommen, der sich mit den Zellkernen der Protozoen befaßt. Die Färbbarkeit der Protozoenzellkerne ist außerordentlich variabel. Farbstoffe, die bei Metazoenkernen oft reine Kernfärbung ergeben, sind bei Protozoenkernen oft wirkungslos. Meines Erachtens ist das einzige sichere Kriterium des Zellkerns das morphologische. Einen morphologisch differenzierten Zellkern kann ich aber bei dem vegetativen Stadium unseres Bacillus nicht nachweisen. Ob andere Spaltpilze einen solchen besitzen, muß ich zunächst aus Mangel an eigener Erfahrung dahingestellt sein lassen. Ich muß daher auch auf eine Diskussion der Frage, ob der sog. Zentralkörper, den Bütschli von anderen Bakterien beschreibt, dem Zellkern entspricht, vorläufig verzichten.

Meine persönliche Vorstellung von den Kernverhältnissen des Bacillus bütschlii ist die, daß die Kernsubstanzen, welche bei anderen Zellen zu einem morphologisch differenzierten Zellkern vereinigt sind, hier im vegetativen Zustande noch diffus durch das Plasma verteilt erscheinen. Ich erinnere hierbei an die multiple Kernteilung, wo wir auch Zellstadien finden, die keinen differenzierten Kern nachweisen lassen, sondern bei denen die gesamte Kernsubstanz in unregelmäßigen Brocken und Körnchen durch das ganze Plasma zerstäubt ist. Näher komme ich auf diese Frage nach Schilderung der Sporenbildung (in dem Abschnitt über die Deutung der Befunde) zurück.

Die Teilung im vegetativen Zustande.

Die Vermehrung des Bacillus bütschlii im vegetativen Zustande erfolgt wie bei allen übrigen Bakterien durch Querteilung. Ich habe den ganzen Vorgang wiederholt am lebenden Objekt verfolgt und stets in gleichartiger Weise sich abspielen sehen.

Die beiden Teilstücke, in welche die Zelle zerfällt, sind meist gleich, die Teilungsebene tritt dann in der Mitte der Zelle auf (Fig. 2—7). Bei sehr langen Stäbchen habe ich aber auch bisweilen Zerfall in ungleiche Teile gefunden (Fig. 39, 72). Nur selten bleiben die Teilzellen so lange miteinander verbunden, bis neue Teilungen einsetzen und bilden so kurze Zeit kleine Zellverbände, wie dies ja bei anderen Bakterien häufig ist (Fig. 72). Irgend ein konstantes Verhältnis zwischen Länge des Bacillus und Eintreten der Teilung habe ich nicht gefunden; kurze und lange Stäbchen können zur Teilung schreiten.

Das erste Anzeichen, welches auf den Beginn der Teilung hinweist, ist das Auftauchen eines größeren, stärker lichtbrechenden Körnchens in der späteren Teilungsebene. Dasselbe liegt stets in der Längsachse der Zelle (Fig. 2, 33). Ich habe den Eindruck gewonnen, daß dieses Körnchen seine Entstehung einer Verdichtung der Zellsubstanz verdankt. Hierfür spricht besonders, daß die Alveolen, welche dasselbe radiär umgeben, etwas größer, wie aufgebläht, erscheinen (Fig. 33), was ich mir durch Anhäufung von Flüssigkeit, bedingt durch Abgabe

seitens der das Körnchen bildenden Substanz erkläre. Im gefärbten Präparat ist die letzere stets dunkler tingierbar und behält auch beim Ausziehen am längsten die Färbung.

Dieses glänzende Körnchen verbreitert sich allmählich zu einer Scheibe, die senkrecht auf der Längsachse der Zelle steht (Fig. 4, 34) und wächst so lange in die Breite, bis sie die Zellmembran erreicht (Fig. 35); zugleich wird diese Platte auch dicker (0,5—1 μ). Die Netzmaschen, welche an sie angrenzen, gruppieren sich zu einem regelmäßigen Alveolarsaum.

Dann tritt zunächst in der Mitte der Platte ein hellerer (im Präparat ungefärbter) Spaltraum auf (Fig. 5, 6, 36, 37), der sich allmählich nach der Peripherie ausdehnt und schließlich auch die Membran spaltet (Fig. 7, 38). Hiermit ist die Teilung beendet.

Die Tochterzellen bleiben noch kürzere oder längere Zeit miteinander verklebt, lösen sich aber während der Bewegungen des Doppelstäbchens schließlich voneinander. Der Teilungspol ist auch an den freien Tochterzellen noch eine längere Zeit durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen (im Präparat stärkere Färbbarkeit) und seine geringere Wölbung gegenüber dem freien Pol zu erkennen (Fig. 8). Erst allmählich wölbt er sich stärker. Ich habe die Vorstellung gewonnen, daß dies mit der Neubildung der Geißeln an diesem Pol Hand in Hand geht. Vielleicht steht die hier angehäufte stark lichtbrechende und färbbare Substanz, die mit der Ausbildung der Bewegungsorganellen allmählich verschwindet, in irgend einer Beziehung zu derselben. Ich erinnere an die Flagellaten, bei denen der Zusammenhang der Geißel mit einem stärker färbbaren Körper (der von manchen als Centrosom gedeutet wird) in vielen Fällen nachgewiesen ist und an den Zusammenhang des sog. Zwischenkörpers mit den Bewegungsorganellen bei der Spermatogenese der höheren Tiere.

Bei anderen Bakterien sind ähnliche Erscheinungen wie die hier geschilderten auch bekannt geworden. Das Auftreten einer Scheidewand vor dem Zerfall der Zelle ist wiederholt beobachtet worden (cf. Migula, 1897, S. 138 ff.). Bei anderen Formen weichen die Vorgänge aber sehr von dem geschilderten Modus ab. Bütschli z. B. beobachtete bei verschiedenen Arten zuerst ringförmige Einschnürung der Membran. Interessant ist es, daß er an der Einschnürungsstelle auch eine stärkere Färbbarkeit nachweisen konnte. Im allgemeinen muß man aber sagen, daß die Einzelheiten der Zellteilung bei den meisten Bakterien noch wenig genau untersucht sind.

Eine Anordnung der Netzmaschen in faserige Längszüge, wie Bütschli und Schewiakoff es bei Chromatium, Achromatium und anderen Formen bei der Teilung konstatierten, habe ich bei meiner Art nicht beobachtet.

Schon früher habe ich erwähnt, daß die Teilung im Präparat, also außerhalb des natürlichen Wohnortes der Bazillen nur an solchen Zellen zu beobachten ist, welche schon mit der Ausbildung der Scheidewand (in Gestalt des glänzenden Körnchens) bei der Entnahme aus dem Darmkanal des Wirtstieres begonnen hatten. Der ganze Vorgang bis zum Zerfall der Zelle nahm im Präparat verschieden lange Zeiträume ein. Die Grenzzahlen sind 1—4 Stunden, und zwar dauerte in einem mittleren Falle die Ausbildung der Scheidewand von dem Auftreten des Körnchens bis zum Sichtbarwerden des Spalts etwa 30 Minuten, die Verbreiterung des Spalts bis zur Membran etwas länger.

Ich vermute aber, daß der Prozeß unter günstigen Lebensbedingungen im Darm schneller vor sich geht; dafür spricht die Tatsache, daß man in den Ausstrichen sehr lange nach den einzelnen Stadien suchen muß.

Die Sporenbildung.

Wie schon früher erwähnt wurde, findet die Sporenbildung des Bacillus bütschlii erst statt, nachdem eine Reihe von Generationen durch Teilung entstanden sind. Bei künstlicher Infektion des Schabendarms, vermittels der Dauersporen, findet man in den ersten 2—3 Tagen fast nur vegetative Stadien des Bacillus. Er stimmt hierin also mit vielen anderen parasitären Einzelligen überein. Die Teilung dient zur Vermehrung der Individuen, zur sog. Autoinfektion; die Sporenbildung, welche dem Wachstum und der Vermehrung ein Ende macht, steht im Dienste der Arterhaltung und vermittelt die Neuinfektion anderer Wirtstiere. Sie tritt ein, wenn die Lebensbedingungen des Organismus infolge seiner lebhaften Vermehrung oder aus anderen Gründen schlechter werden. Dies ist auch die Ursache, daß die Bazillen außerhalb des Darms, im Präparat meist schnell zur Sporenbildung schreiten, während die Teilung nur erfolgt, wenn sie schon im Darmkanal begonnen oder vorbereitet war. Die Beobachtung der Sporenbildung am lebenden Objekt ist sonach leichter als die der vegetativen Vermehrung. Erschwert wird ebenso wie dort die Verfolgung der Vorgänge durch die Bewegungen des Organismus. Unser Bacillus gehört zu den Formen, bei welchen die Geißelbewegung fast bis zur Beendigung der Sporenbildung bestehen bleibt. Man muß daher ebenso wie bei der Teilung den Organismus durch leichten Deckglasdruck festlegen, um die Vorgänge im Innern der Zelle ungestört und kontinuierlich zu verfolgen.

Die Bildung der Dauersporen erfolgt bei unserem Bacillus in der für die Bakterien charakteristischen Form, auf endogene Weise, sie weicht von den meisten bisher untersuchten Objekten aber in zweifacher Hinsicht ab. Erstens dadurch, daß stets gleichzeitig zwei Sporen in dem Stäbchen angelegt werden, zweitens durch sehr merkwürdige Vorgänge, die dem Auftreten der Sporen vorangehen.

Man kann die Stäbchen, welche reif zur Sporenbildung sind, schon mit schwächerer Vergrößerung von den vegetativen Stadien unterscheiden. Während die letzteren sehr wenig lichtbrechend und zart granuliert sind, zeichnen sich die ersteren durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen, bedingt durch Einlagerung gröberer Körnchen aus. Die feinere Struktur der sporenbildenden Stäbchen ist dabei dieselbe wie bei den vegetativen. Auch bezüglich der Granulationen findet man alle Übergänge, ja man kann zuweilen unter dem Mikroskop in Verlauf einer halben Stunde das Entstehen der gröberen Granulierung aus der feineren verfolgen; jedoch war es mir nicht möglich festzustellen, ob die gröberen Granula der sporenbildenden Stäbchen durch Verschmelzung von kleineren entstehen, die Vergröberung geht zu allmählich vor sich. Auch an gefärbten Präparaten fallen die sporenbildenden Stadien sofort durch ihre stärkere Färbbarkeit auf, die Menge und Größe der einzelnen färbbaren Körnchen ist aber sehr wechselnd.

Fig. 9 zeigt ein Durchschnittsbild der Granulation eines Sporenbildners, das recht scharf von dem in Fig. 1 gezeichneten vegetativen Stadium zu unterscheiden ist. Die Netzstruktur des Inhalts ist dieselbe, nur die Körnchen in den Knotenpunkten sind viel gröber. Fig. 40 stellt ein der Fig. 9 entsprechendes konserviertes Stadium dar, während Fig. 41 einen extremen Fall von grober Granulierung demonstrieren kann. Von besonderem Interesse ist das in Fig. 39 abgebildete Stadium. Es stellt einen Bacillus dar, dessen Inhalt durch eine Scheidewand in zwei ungleiche Teile zerlegt ist. Während die kleinere obere Hälfte die feinere Struktur des vegetativen Zustandes besitzt, ist die untere größere grob granuliert, ein Bild, welches es

wahrscheinlich macht, daß die Vorbereitungen zur Sporenbildung schon während der Teilung beginnen können.

Ich schildere nun die Bildung der Sporen nach einer kontinuierlichen Beobachtung am lebenden Objekt. Ich habe dieselbe fünfmal an festgelegten Stäbchen vollständig ausgeführt und stets in übereinstimmender Weise sich vollziehen gesehen, die Zeiträume, welche hierbei die einzelnen Entwicklungsphasen einnehmen, waren etwas verschieden, ich gebe die Durchschnittszahlen und füge gelegentlich in Klammern die abweichenden Ziffern bei. Zur Kontrolle wurden auch an frei beweglichen Stäbchen die einzelnen Phasen untersucht und übereinstimmend gefunden, so daß der Schluß berechtigt ist, daß die Festlegung keinen bemerkenswerten schädigenden Einfluß auf die Sporenbildung ausübt.

Wenn man ein grob granuliertes Stäbchen in einem Tröpfchen Darmsaft der Küchenschabe isoliert, so bemerkt man schon nach ca. 30 Minuten (5, 10, 60) das Auftreten eines größeren glänzenden Kornes mit hellem radiären Alveolenhofe im Zentrum des Stäbchens (Fig. 10). Genau so wie bei der Teilung des vegetativen Stadiums verbreitert sich dieses Körnchen und wächst in 20—40 Minuten zu einer quer gelagerten Scheidewand aus (Fig. 11), die sich am lebenden wie gefärbten Objekt (Fig. 42) in nichts von der bei der Teilung auftretenden stärker lichtbrechenden und färbbaren Platte unterscheidet.

In diesem Stadium (Fig. 11) verweilt der Bacillus längere Zeit (1—2 Stunden), irgendwelche Veränderungen im Innern habe ich trotz angestrengter Beobachtung nicht wahrgenommen. Nach dieser Zeit wird ganz allmählich die stark lichtbrechende Scheidewand schwächer lichtbrechend und dünner (Fig. 12), nach einer halben Stunde ist sie ganz verschwunden, der Bacillus sieht genau so aus wie vorher (Fig. 9).

Das Undeutlicherwerden der Scheidewand geht so allmählich vor sich, daß man nicht beobachten kann, in welcher Weise die Auflösung erfolgt. Schließlich wird ein Stadium erreicht, in welchem die Querwand nur ganz zart als eine Reihe glänzender Körnchen wahrzunehmen ist; letztere verlieren dann auch ihre regelmäßige Anordnung in einer Linie, und der Bacillus sieht genau so aus wie vor seinem Teilungsversuch.

Bei sehr genauer Betrachtung bemerkt man alsbald, daß der Inhalt des Stäbchens sich nicht mehr in Ruhe befindet. Zeichnet man z. B. ein Körnchen mit dem Zeichenprisma, so findet man es nach einigen Minuten nicht mehr in derselben Lage, die einzelnen Granulationen werden verschoben, mit anderen Worten, es beginnt eine Plasmaströmung. Im Zeitraum einer viertelbis halben Stunde nimmt diese Bewegung an Schnelligkeit so bedeutend zu, daß man sie schon ohne Zeichenapparat, mit dem Auge erkennen und verfolgen kann. Es ist eine springbrunnenartige Längsströmung. In den zentralen Teilen strömen die Körnchen in entgegengesetzter Richtung als in den peripheren; an den Polen biegen dieselben wie die Tropfen eines Springbrunnens in die entgegengesetzte Richtung um.

Bei dieser Plasmaströmung werden die Netzmaschen des Plasmas, die ich für Alveolen halte, stark in die Länge gezogen, eine Erscheinung, die wir ja von vielen Zellen, besonders durch die Untersuchungen Bütschlis schon kennen; das Stäbchen sieht im Innern längsgestreift aus, eine fibrilläre Struktnr wird vorgetäuscht (Fig. 13). Nicht nur die einzelnen Alveolen werden stark in die Länge, parallel zur Längsachse des Stäbchens, gestreckt und in faserigen Längszügen aneinander gereiht, sondern auch die gröberen Granulationen in den Ecken derselben nehmen längsspindelförmige Gestalt an, wie man in den gefärbten Präparaten (Fig. 43) besonders deutlich wahrnehmen kann. Der Alveolarsaum unter der Membran nimmt aber, wie mir sicher schien, nicht an der Strömung teil. Die Alveolen desselben behalten im Leben und

in den Präparaten stets ihre regelmäßige Anordnung bei und werden nicht in die Länge gestreckt (Fig. 13, 43). Die Plasmaströmung nimmt, wie gesagt, ganz allmählich zu, die größte Geschwindigkeit, die ich gemessen habe, betrug 20 μ in einer Minute, d. h. ein in das Auge gefaßtes Körnchen im zentralen Teil der Zelle legte die Strecke von 20 μ in einer Minute zurück.

Die Strömung hielt verschieden lange Zeit an, $^1/_2$—$1^1/_2$ Stunden sind etwa die Grenzzahlen, die ich beobachtet habe, ebenso langsam wie sie auftrat, nimmt sie auch ab, schließlich kann man sie wieder nur noch mit dem Zeichenapparat nachweisen; in dieser Phase ist sie jedoch nicht mehr spingbrunnenartig, sondern unregelmäßig, d. h. in den verschiedenen Teilen der Zelle bemerkt man ganz verschieden gerichtete Verlagerungen der Körnchen, man vermag aber keine Gesetzmäßigkeit der Bewegungen nachzuweisen. Trotzdem muß eine solche vorhanden sein, denn diese langsamen Ortsveränderungen führen ganz allmählich zu einer sehr charakteristischen Anordnung der Körnchen in der Zelle. Im Verlauf einer halben Stunde bis zu einer Stunde stauen sich nämlich die letzteren sämtlich in den zentralen Teilen der Zelle dicht zusammen und nehmen die Konfiguration eines geschlängelten Bandes an, welches von Pol zu Pol zieht und wenn es fertig ausgebildet ist, durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen im Leben und seine Färbbarkeit im Präparat eine außerordentlich auffallende Erscheinung ist (Fig. 14). Die peripheren Teile der Zelle, die nun ganz von den gröberen Granulationen befreit sind, zeigen ein sehr blasses, wenig färbbares Netzwerk, aus dem der zentrale Körnerstrang kraß hervorleuchtet. Der letztere ist stets geschlängelt, aber von verschiedener Dicke (Fig. 14, 44), je nach der Zahl und der dichteren oder weiteren Lagerung der Körnchen, die ihn zusammensetzen, an manchen Stellen besteht er nur aus einer einzigen Reihe von Granula.

Bei sehr starker Anhäufung grober Granulationen in der Zelle macht die Strukturveränderung bei der Plasmaströmung einen etwas anderen Eindruck wie bei der Norm. Fig. 63 stellt einen Teil eines solchen sehr grob granulierten Stäbchens dar, die Körnerreihen bilden hier ein Gewirr dichter, geschlängelter Fibrillen. Bei so starker Körnelung scheint es nicht zu einer Konzentration der Körnchen zu einem Faden kommen zu können. Ich habe zweimal derartige Stäbchen isoliert, sie starben beide ab.

Fig. 62 stellt ebenfalls ein abnormes nur einmal gefundenes Stadium dar; die Körnchen haben sich hier nicht zu einem einzelnen Strange, sondern zu zahlreichen, kurzen, geschlängelten Fäden gruppiert. Ich glaube auch, daß dieses Stäbchen sich nicht normal weiter entwickelt hätte. Über die Ursachen dieser Entwicklungshemmungen vermag ich nichts auszusagen.

Zugleich mit der Konzentration der stark lichtbrechenden und stärker färbbaren Körnchen zu einem Faden oder Bande beginnen (Fig. 14, 44), die Granulationen sich an beiden Polen der Zelle anzusammeln. Diese Gruppierung der Körnchen an den Polen stellt den Beginn der Sporenbildung dar. Die Sporenanlage wächst im Verlauf einer halben bis ganzen Stunde auf Kosten des Körnerbandes, welches allmählich schmäler und kürzer wird (Fig. 15, 16, 45, 46).

Die junge Sporenanlage besitzt die größte Ähnlichkeit mit einem alveolär gebauten Zellkern, wie wir ihn bei vielen Protozoenzellen kennen. Sie ist scharf begrenzt, die stärker färbbaren Körnchen, die früher in der ganzen Zelle verteilt waren, sind nur in ihr und in dem geschlängelten Bande lokalisiert, sie nehmen die Knotenpunkte der Netzmaschen ein und sind an der Grenze gegen den Alveolarsaum dichter gedrängt, wie bei der Kerngrenze vieler Protozoenkerne. Jemand, der ein gefärbtes Stäbchen in diesem Stadium (Fig. 16, 46) sieht, wird nicht zweifeln, dieses für eine zweikernige Zelle zu erklären. Jeder, dem ich diese Stadien demonstrierte, ohne ihm weitere Aufklärung zu geben, hat dies in der Tat auch getan.

Nachdem die Sporenanlage etwa die dreifache Länge ihrer Breite erlangt hat, wächst

sie nicht weiter, sondern beginnt sich zu kontrahieren. Der Körnerfaden ist hierbei bis auf eine schmale einfache Körnerreihe verbraucht; er kontrahiert sich nun ebenfalls und löst sich dabei von den Sporenanlagen los (Fig. 17, 18, 47).

Bei der Kontraktion der Sporenanlagen geben sie ihre Alveolenflüssigkeit ab; die stark lichtbrechenden Körnchen werden daher dichter aneinander gelagert und verschmelzen schließlich miteinander. Bei dem Auspressen der Flüssigkeit rückt die Sporenanlage etwas von ihrer ganz polaren Lage nach der Mitte der Zelle zu; sie wird viel kleiner aber stärker lichtbrechend wie anfangs, auch stärker färbbar (Fig. 17, 47). Bei ihrem weiteren Zusammenschrumpfen fließen schließlich alle Alveolenwände, die hauptsächlich aus der Substanz der stark lichtbrechenden Körnchen gebildet waren, zusammen, indem der Alveoleninhalt nach außen diffundiert. Schließlich, etwa eine Stunde nachdem die Sporenanlage ihre größte Ausdehnung gehabt hatte, stellt sie einen scheinbar ganz strukturlosen, äußerst stark lichtbrechenden Körper dar. Sobald man am lebenden Objekt keine Netzstruktur mehr wahrnehmen kann, nimmt auch im konservierten Präparat die Sporenanlage den Farbstoff nicht mehr leicht auf, sie wird schließlich unfärbbar (Fig. 48). Ihre Begrenzung ist während der Kontraktion immer schärfer und dunkler geworden.

Die hellen Alveolen, welche während der Kontraktion der Sporenanlage dieselbe in Form eines regulären Alveolarsaumes umgeben (Fig. 16, 17, 46, 47) fangen nun auch allmählich an, ihren Inhalt abzugeben, die Alveolarwandsubstanz kontrahiert sich und wird stärker lichtbrechend: es bildet sich auf diese Weise um die stark glänzende Sporenanlage (Fig. 18) eine sie konzentrisch umgebende homogene schwach färbbare Zone aus, deren Lichtbrechungsvermögen schwächer ist als die Substanz der Sporenanlage, aber stärker als die übrige alveoläre Zellsubstanz. Die äußere Umgrenzung dieser Zone, die anfangs nicht scharf ist, wird schließlich deutlich und verdichtet sich zuletzt zu einer stärker lichtbrechenden, doppelt konturierten Membran. Seit dem Auftreten des Körnerfadens und der Sporenanlage sind nunmehr 2 bis 3 Stunden vergangen.

Sobald die Membran der Sporenanlage ganz deutlich sich abhebt, ist die Lichtbrechungsdifferenz zwischen der inneren und äußeren Zone der Sporenanlage meist verschwunden. Man bemerkt innerhalb der Hülle nur eine strukturlose, äußerst stark lichtbrechende Substanz. Während der Membranbildung ist an den inneren Polen der beiden Sporenanlagen abermals eine Verdichtung der alveolären Zellsubstanz aufgetreten, in Gestalt einer anfangs unregelmäßig begrenzten Anhäufung (Fig. 19, 48). Sie stellt das Material für eine zweite Hülle der Spore dar. Während sie sich ansammelt, treten gegen die Mitte der Zelle zu größere Alveolen auf, der Körnerfaden und der fein alveoläre Rest der Zellsubstanz ziehen sich noch mehr von den Sporen nach der Mitte zurück (Fig. 19). Dieses spricht dafür, daß auch diese Substanz durch Verschmelzung der Alveolenwände unter Abgabe des Alveoleninhalts (nach der Mitte der Zelle) sich verdichtet. Im Gegensatz zu der ersten Verdichtungszone, welche die Sporenanlage umgab, ist zu erwähnen, daß die Substanz der zweiten etwas stärker lichtbrechend ist und in konserviertem Zustande leicht gefärbt werden kann (Fig. 48). Diese Substanz verbreitet sich nun allmählich dünner werdend, von dem inneren Pol der Spore nach dem äußeren und nimmt hierbei an Lichtbrechungsvermögen zu (wird also wohl dichter). Schließlich umhüllt sie die Spore fast vollständig, nur eine kleinere oder größere Zone am äußeren Pol bleibt frei davon (Fig. 20, 21, 49). Diese kleine Öffnung in der äußeren Sporenhülle bezeichnet die Stelle, an der, wie wir sehen werden, die Auskeimung erfolgt. Bei dem Dichterwerden der äußeren Hüllschicht der Spore büßt ihre Substanz allmählich auch ihre leichte Färbbarkeit ein; die ganz reife

Spore läßt dann meist keinerlei Differenzierung in ihrem Innern mehr erkennen (Fig. 21). Wenn man sie aber nach der Konservierung zerdrückt und dann unter dem Deckglas färbt, kann man häufig noch ihre Zusammensetzung aus den drei ineinander geschachtelten Schichten erkennen. Fig. 53 zeigt ein solches Kunstprodukt, eine in günstiger Weise zerdrückte Spore, die deutlich die erste Sporenanlage, die helle Zone darum und die beiden Hüllen erkennen läßt.

Nachdem die äußere Hüllschicht gebildet ist, findet keine weitere Veränderung an den Sporen statt, sie sind reif. Seit dem Auftreten der Sporenanlagen sind inzwischen 3—4 Stunden vergangen. Der Rest des Zellinhalts schrumpft immer mehr nach der Mitte zusammen, die helle Alveolenstruktur verschwindet allmählich, indem größere Vacuolen auftreten und zu noch größeren Lacunen zusammenfließen. Schließlich liegen die beiden Sporen nur noch von der zusammengefallenen Membran umhüllt; letztere kann noch längere Zeit (1—2 Tage) erhalten bleiben, um dann allmählich blaß zu werden und schließlich ganz zu verschwinden; ich vermute, daß sie unter Verquellung gelöst wird. Im lebenden Darm des Wirtstieres hingegen scheint sie schneller gelöst zu werden; man findet in den abgelegten Faeces mit seltenen Ausnahmen nur isolierte Sporen. Das Erkennungsmerkmal der freien Sporen ist, wie bereits früher erwähnt wurde, die helle Stelle an einem Pol, die durch das Fehlen der äußeren Hülle bedingt ist.

Die Geißelbewegung hört während der Sporenbildung meist in dem Zeitpunkt auf, in welchem die Sporenanlagen sich mit der ersten Membran umhüllen, bisweilen auch schon früher; einmal habe ich aber noch schwache Bewegungen bei einem Stäbchen mit ganz reifen Sporen gesehen. Nie hingegen findet man Bewegung bei Stäbchen, deren Restinhalt nicht mehr deutlich alveoläre Struktur aufweist. Wie die Figuren zeigen, befinden sich beide Sporen stets in der gleichen Entwicklungsphase, dies ist das normale Verhalten. Über Entwicklungshemmungen bei einer der Sporen, die sich gelegentlich finden, werden in einem späteren Abschnitt einige Mitteilungen gemacht.

Der ganze Prozeß der Sporenbildung von dem Auftreten der gröberen Granulierung bis zur vollständigen Ausbildung der Sporen dauert etwa 8—12 Stunden, hiervon entfallen 3—6 Stunden auf die eigentliche Entwicklung der Sporenanlagen, während die übrige Zeit von den Vorbereitungen hierzu (Teilung und Verschmelzung) eingenommen wird.

Die reifen Sporen haben meist die in den Fig. 20—22 dargestellte länglich ellipsoidale Gestalt, doch finden sich nicht selten Abweichungen, von denen eine Reihe in Fig. 23—26 abgebildet ist. Man bemerkt eiförmige (Fig. 23), fast birnenförmige (Fig. 24, 26) und etwas wurstförmig (Fig. 25) gekrümmte Formen. Eine Auftreibung der Membran des Stäbchens an der Stelle, wo die Spore liegt, wie bei anderen Bakterien, habe ich nie beobachtet.

Die Literatur über die feineren Vorgänge bei der Sporenbildung der Bakterien ist nicht sehr umfangreich, meist erlaubt wohl die Kleinheit der Objekte nicht, genauere Beobachtungen über diese interessanten Vorgänge anzustellen. Migula (1897) hat die Literatur über diesen Gegenstand ausführlich zusammengestellt, da ich die meisten Einzelarbeiten mir nicht verschaffen konnte, muß ich auf seine Kritik der Sporenbildung verweisen.

Wie bereits früher erwähnt, findet man bei den meisten Bakterien nur eine Spore in den Stäbchen, ganz ausnahmsweise sollen gelegentlich zwei Sporen in derselben Zelle entstehen. Nur Kern beschreibt, wie bereits früher erwähnt, ein stets zweisporiges Bacterium, Migula bezweifelt aber, ob nicht dennoch eine Scheidewand zwischen den beiden Sporen existiert. Außerdem kommen bei Bacillus inflatus und B. ventriculus nach Koch neben einsporigen Zellen nicht selten zweisporige vor, ebenso bei den grünen Kaulquappenbakterien, die Frenzel (1891) beschrieben hat. Bei unserer Form kann es nun keinem Zweifel unterliegen,

daß die Zweisporigkeit ein konstantes Vorkommen ist. Wie später erwähnt werden soll, kann zwar zuweilen die eine Sporenanlage verkümmern oder nicht vollständig ausgebildet werden, angelegt werden aber stets zwei.

Bezüglich der merkwürdigen Vorgänge vor der Sporenbildung, die Teilung des Zellinhalts und darauffolgende Wiederverschmelzung der Hälften, habe ich in der Literatur keine ähnliche Angaben gefunden.

Dies erste Auftreten der Sporenanlagen scheint bei den von Frenzel (1891) untersuchten grünen Bazillen des Kaulquappendarms Ähnlichkeit mit unserer Form zu haben. „Es bilden sich nämlich innerhalb des Zentralkörpers oder in dem mit ihm identischen Zellraum ein oder zwei kernartige Körperchen, ungefähr von dem Umfang der künftigen Sporen" (Frenzel, 1891, S. 227), die Verfasser für echte Zellkerne hält, eine Auffassung, die ich, wie später auseinandergesetzt werden soll, teile. Leider hat Frenzel die Sporenbildung bei seiner Form nicht kontinuierlich verfolgt, sondern nur Stadien kombiniert. Es ist daher nicht zu entscheiden, ob das von ihm beschriebene „fadenartige Gebilde", das bei der Sporenbildung in der Zelle auftaucht, etwas mit dem hier beschriebenen geschlängelten Körnerbande, welches die beiden Sporenanlagen verbindet, zu tun hat. Eine Nachuntersuchung sowohl dieser Frenzelschen Form wie der Kernschen Dispora wäre sehr wünschenswert.

Das Auftreten einer gröberen Körnelung im Inhalt der Bakterienzelle vor der Sporenbildung ist schon von zahlreichen Formen bekannt (cf. Migula, 1897, S. 182; Prazmowski, 1880; Brefeld, 1881, S. 51 u. a.). „Später nimmt man ein etwas stärker lichtbrechendes kleines Körnchen wahr, welches meist dem einen Pole etwas genähert erscheint und sich von den übrigen dadurch unterscheidet, daß es wächst und an Lichtbrechungsvermögen zunimmt. Mit dem Wachstum dieses Körnchens geht die Zahl der Körnchen im Plasma zurück usw." (Migula, 1897, S. 182). Bei anderen Bakterien wird aber beschrieben, daß die Körnchen zur Bildung der Spore zusammentreten. Es scheinen sonach auch bei der Sporenbildung der Bakterien die feineren Vorgänge sich in recht verschiedener Weise abzuspielen.

Die Keimung der Sporen.

Ebenso wie die Sporen anderer Bakterien, keimen auch die des Bacillus bütschlii nicht in dem Medium, in dem sie gebildet werden, in unserem Falle also in dem Darmsaft desselben Wirtstieres, aus. Sie müssen erst in einen anderen Schabendarm gelangen, um sich zu entwickeln. Doch scheint es, als ob noch eine Anzahl anderer Bedingungen erfüllt sein muß, damit die Auskeimung erfolgen kann.

Ich habe wiederholt versucht, die feucht dem Darmsaft eines infizierten Tieres entnommenen Sporen im filtrierten Darmsaft einer anderen, nicht infizierten Schabe zur Auskeimung zu bringen, aber stets vergeblich, es kam nicht einmal zur Quellung der Sporen. Wenn ich hingegen sporenhaltigen flüssigen Darminhalt an nicht infizierte Tiere verfütterte, so gelang wiederholt die Infektion. Doch ist man hierbei trotz größter Vorsicht nicht sicher, ob nicht auch vegetative Stadien mit übertragen wurden; diese Versuche beweisen jedenfalls nicht die Entwicklungsfähigkeit der noch im Darm befindlichen Sporen.

Wenn man trockene Faeces mit darin enthaltenen Sporen an die nicht infizierten Schaben verfüttert, so gelingt die Infektion fast regelmäßig; schon 10—15 Stunden nach der Fütterung findet man zahlreiche vegetative Stadien des Bacillus im Darminhalt, zum Teil in

lebhafter Vermehrung begriffen. Um die Auskeimung der Sporen in der bequemsten Weise zu beobachten, braucht man nur ein mit den trockenen Sporen gefüttertes Tier etwa eine Stunde nach der Fütterung zu töten. Man findet dann in dem Anfangsteil des Mitteldarmes noch viele unversehrte Sporen auf und kann nun ihre Auskeimung im gewöhnlichen Präparat verfolgen. Nicht alle Sporen keimen hierbei aus, ein Teil bleibt unverändert, jedoch entwickelt sich die Mehrzahl.

Noch geringer ist der Prozentsatz der auskeimenden Sporen, wenn man die trockenen Faeces direkt in den filtrierten Darmsaft, den man mit dem Speichel der Schabe vermischt hat, in der feuchten Kammer beobachtet. Oft keimten überhaupt keine Sporen hierbei aus, und wenn es geschah, erfolgte die Keimung viel langsamer als bei der Verfütterung der Faeces. Die Austrocknung der Sporen in den Faeces scheint mir eine wichtige Vorbedingung für ihre Weiterentwicklung zu sein, das Alter der Spore spielt vielleicht auch eine Rolle. Durch ausgedehntere Versuche würde man wohl noch andere Faktoren, wie Temperaturdifferenzen, kürzere oder längere Speicheleinwirkung usw., als Hemmnisse oder Beförderungsmittel der Auskeimung feststellen können. Mir kam es zunächst nur darauf an, die Auskeimung überhaupt zu beobachten, und dies gelingt auf den beiden angegebenen Wegen verhältnismäßig leicht.

Die ersten Veränderungen, welche die Spore bei der Keimung durchmacht, vollziehen sich so langsam und in so verschieden langen Zeiten (1—12 Stunden), daß man sie nicht direkt verfolgen kann. Sie bestehen in einer geringen Abnahme des Lichtbrechungsvermögens der Spore und in einer ebenfalls sehr geringen, wahrscheinlich durch Quellung bedingten Vergrößerung derselben. Eine so starke Flüssigkeitsaufnahme, wie sie von anderen Formen bekannt ist, wo ein Anschwellen bis auf die doppelte Größe vorkommt, findet hier nicht statt: ich vermute, daß die äußere Membran so starr ist, daß sie nur eine geringe Dehnung zuläßt. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß sie nach der Auskeimung des Inhalts nur wenig zusammenfällt und lange erhalten bleibt.

Die erste deutliche Veränderung der Spore besteht in dem Hervortreten eines kleinen hellen Buckels an dem Pol, der durch den Defekt der äußeren Membran ausgezeichnet ist (Fig. 27). An konservierten und gefärbten Präparaten dieses Stadiums bemerkt man häufig schon im Innern einen Spalt zwischen der äußeren Hülle und dem Inhalt (Fig. 50).

Es scheint, als wenn die innere Sporenhülle an dem Keimungspol verquillt und gelöst wird. Wenigstens habe ich niemals Andeutungen eines Risses, wie bei anderen Bakterien, beobachtet; die Ränder der äußeren Hülle sind an der Austrittsstelle des Stäbchens auch stets glatt.

Im Laufe der nächsten Stunden wächst der kleine Buckel immer mehr aus der Hülle hervor (Fig. 28, 29), während am entgegengesetzten Pol der Spaltraum zwischen der äußeren Hülle und dem Inhalt der Spore deutlicher und breiter wird. Über das Schicksal des hinteren Teiles der inneren Sporenhülle bin ich wegen des starken Lichtbrechungsvermögens der äußeren Hülle nicht ganz ins Klare gekommen; sie schien mir beim Beginn des Auskeimungsprozesses noch sicher vorhanden zu sein (Fig. 29, 30, 50—52). Wenn das Stäbchen aber weiter herausgewachsen ist und die äußere Hülle anfängt zusammenzufallen (Fig. 31), konnte ich sie nicht mehr als distinkte, doppelt konturierte Membran feststellen. Die Struktur des herauswachsenden Bacillus (Fig. 28—31) stimmt mit der des vegetativen Stadiums überein. Die Differenzierung in zwei Schichten, welche wir bei der Bildung der Spore kennen lernten, ist also verloren gegangen: wie, das entzieht sich bei der starken Lichtbrechung der Sporenhülle der Beobachtung. Die feinmaschige (alveoläre) Struktur des Inhalts und die feine Granulierung

tritt gleich beim Beginn des Auskeimens klar hervor. Bei den gefärbten Stadien finde ich regelmäßig an beiden Polen des jungen Stäbchens ein großes dunkler tingierbares Korn oder eine Verdickung der Membran, die ich merkwürdigerweise am lebenden Objekt trotz vieler Mühe nicht wahrnehmen konnte (cf. Fig. 51, 52). Über die Bedeutung dieses Gebildes habe ich nichts ermittelt. Nach einem Kunstprodukt sieht es nicht aus. Vielleicht steht es ähnlich wie die stark färbbare Zwischenplatte bei den Teilungsstadien mit der Geißelbildung im Zusammenhang, denn sobald die ausgekeimten Stäbchen erst frei beweglich sind, vermisse ich es auch an den gefärbten Präparaten.

Die Bewegung des Keimlings beginnt schon, wenn er noch nicht die Sporenhülle ganz abgestreift hat; letztere wird oft dabei mit fortgetragen, fällt aber dann schließlich ab und schrumpft etwas zusammen. Jedoch habe ich sie noch 24 Stunden, nachdem das Stäbchen sie verlassen hatte, ziemlich wohlerhalten gefunden; erst nach weiteren 24 Stunden war sie in der feuchten Kammer aufgelöst.

Die hier geschilderte Art des Auskeimens des Bacillus bütschlii weicht nicht in wesentlichen Punkten von den bei anderen Bakterien beobachteten Erscheinungen ab. Wie schon erwähnt, ist meist die Flüssigkeitsaufnahme vor dem Hervortreten des Stäbchens bei anderen Bakterien stärker. Ferner läßt sich auch bei den polar auskeimenden Stäbchen meist eine Rißstelle, aus welcher der Keimling austritt, nachweisen. Doch gibt es auch Beispiele für die hier geschilderte Art der Auskeimung, wenn auch meines Wissens eine besonders differenzierte, schon vorher sichtbare Austrittsstelle noch nicht beschrieben ist. Nach Prazmowski (1880) erscheint bei Bacillus amylobacter van Tieghem bei dem Beginn der Keimung die bis dahin gleichmäßig doppelt konturierte Membran der Spore an einem Pol unterbrochen, „als ob ein kleines Stückchen derselben an dieser Stelle resorbiert wäre“. Hier wölbt sich dann auch eine zarte Papille hervor, wie bei unserem Bacillus. Ebenso wie bei Bacillus bütschlii zieht sich bei dieser Form während des Hervorwachsens des Stäbchens auch das hintere Ende etwas hervor, so daß man einen Spaltraum zwischen der Sporenmembran und dem hinteren Pol des Bacillus erkennt. Die Hülle wird hier auch oft erst während der Bewegung abgestreift. Auch bleibt dieselbe bei dieser Form gut erhalten; ein weiteres Beispiel hierfür bietet ferner Bacillus subtilis, während bei anderen Arten die Membran schnell verschwindet oder stark schrumpft. Diese Verschiedenheiten sprechen für eine große Mannigfaltigkeit im feineren Bau der Sporenhülle, worauf schon Migula (1887, S. 196) hingewiesen hat.

Bei Bacterium petroselini findet sich nach Burchard (zitiert nach Migula, 1897, S. 196) ähnlich wie bei unserer Form eine doppelte Hülle, eine äußere dunklere und eine innere hellere, doch werden hier bei der Keimung beide nacheinander abgeworfen.

Die Eigenschaft, daß die Sporen unserer Form sehr ungleichmäßig keimen, teilt derselbe mit manchen anderen Bakterien. Es kommt vor, daß „die Nachkommen der einen Spore schon wieder Sporen gebildet haben, während die einer anderen erst beginnen auszukeimen“ (Migula, 1897, S. 197).

Über einige Kunstprodukte bei der Präparation des Bacillus bütschlii.

Schon in dem Abschnitt über die Untersuchungsmethoden habe ich erwähnt, daß man bei nicht geeigneten Fixierungsmitteln oder unvorsichtiger Härtung der Bazillen häufig Kunstprodukte hervorbringt und daß nur wenige Konservierungsmittel stets gute Resultate ergeben.

Ich will hier noch einige besonders häufig wiederkehrende Figuren aus schlecht gelungenen Präparaten besprechen.

Alle Veränderungen der Bakterien bei schlechter Konservierung sind auf die beiden Erscheinungen der Quellung und Schrumpfung zurückzuführen, und zwar können beide sich auf den ganzen Körper des Stäbchens oder nur auf einzelne Bestandteile desselben erstrecken.

Quellung wurde bei meinen Konservierungsmitteln hauptsächlich bei Essigsäurezusatz erreicht, Schrumpfung bei plötzlicher Anwendung zu starken Alkohols, also bei zu schneller Entwässerung.

Sehr häufig tritt Quellung einzelner Teile der Membran ein, es kommt dann zu buckelförmigen Abhebungen, wie Fig. 54 es zeigt. Der Inhalt der Bakterienzelle hat in diesem Falle wenig gelitten. Selbst der Alveolarsaum ist noch sehr gut erhalten (Fig. 1*c*), ein Zeichen, daß die Deformation sich in der Tat nur auf die Membran erstreckt hat. Oft findet man ringförmige Auftreibungen der Membran, die auch durch lokale Quellung bedingt sein dürfte. Läßt man auf derartig deformierte Stäbchen Alkohol, also ein wasserentziehendes Mittel einwirken, so schrumpfen die ringförmigen Buckel zu scharfen Falten zusammen. Fig. 55 stellt ein solches mit fünf Membranfalten versehenes Stäbchen dar. Der nicht merkbar veränderte Inhalt ist hier nicht eingezeichnet. Derartige Kunstprodukte finde ich besonders häufig in den mit Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (Herrmannsche Lösung) fixierten, dann mit Alkohol entwässerten Ausstrichen, aber auch bei Anwendung der Flemmingschen Lösung habe ich sie beobachtet.

Im Gegensatz zu diesen auf die Membran beschränkten Veränderungen stehen solche, bei denen der Inhalt allein deformiert ist. Für eine Strukturveränderung, bedingt durch einseitige geringe Quellung, halte ich das in Fig. 56 dargestellte Kunstprodukt. Hier sind die Plasmaalveolen in der linken Hälfte des Stäbchens sehr vergrößert, in der rechten verkleinert. Derartige Formen finde ich ebenfalls in Präparaten, die mit Herrmannscher Lösung behandelt wurden; jedoch nur bei solchen, die unter dem Deckglas fixiert wurden. Ich erkläre mir die einseitige Quellung dadurch, daß die Fixierungsflüssigkeit bei Zusatz unter dem Deckglas zuerst von einer Seite in stärkerer Konzentration herantrat. Man erhält in solchen Präparaten eine große Fülle ähnlicher Kunstprodukte, je nachdem die Quellung erst einen Pol ergriff oder die Mitte usw.

Wenn der ganze Inhalt der Membran sich durch Schrumpfung von derselben loslöst, spricht man wohl von Plasmolyse, ein Vorgang, der in den Arbeiten A. Fischers, besonders in seiner Polemik gegen Bütschli eine große Rolle spielt.

Bei meinen Fixierungsversuchen habe ich die vollständige Loslösung des Inhalts von der Membran, bei Anwendung starken Alkohols auch ohne spätere Einwirkung von Verdauungsflüssigkeiten sehr häufig beobachtet; man erhält auch hierbei eine Fülle verschiedener Bilder, auf die ich aber nicht näher eingehen will. Fig. 61 stellt als Beispiel ein plasmolysiertes vegetatives Stadium dar. Hier ist die Kontraktion des Inhalts nicht gleichmäßig erfolgt; teilweise haben sich einzelne Stücke besonders abgelöst, man begegnet da oft den merkwürdigsten Figuren; Kernspindeln, Centrosomen und manches andere kann bei schwächerer Vergrößerung vorgetäuscht werden.

Fig. 67 stellt ein Stäbchen dar, welches gerade im Beginn der Sporenbildung stand. Bei der Kontraktion haben sich die Sporenanlagen von dem Restkörper getrennt.

Von besonderem Interesse ist die Einwirkung der Plasmolyse auf die beinahe reifen Sporen, wie Fig. 71 es darstellt. Hier ist durch die Kontraktion die Zusammensetzung der Spore

aus den drei verschiedenen Schichten besonders deutlich geworden. Ganz reife Sporen wurden hingegen gar nicht verändert.

Noch stärkere Kontraktionen des Inhalts der Zelle als die hier abgebildeten erhält man nach Anwendung künstlicher Verdauung. Ich neige zu der Ansicht von A. Fischer, daß hierbei infolge Lösung der leichter verdaulichen Substanzen der Rest noch stärker kollabiert. Bei längerer Verdauung bleibt oft nur ein dünner Faden in der Mitte der Zelle übrig, der aus stärker färbbaren Körnchen zusammengesetzt ist.

Strukturveränderungen des Bacillus bütschlii beim Absterben.

Sehr mannigfaltige Bilder erhält man, wenn man die Bazillen außerhalb des Darmkanals ihres Wirtes langsam absterben läßt, indem man sie z. B. längere Zeit der Luft aussetzt oder den Darminhalt stark mit Wasser verdünnt. Die Bewegungen der Stäbchen werden dann allmählich langsamer, um schließlich ganz aufzuhören; erst dann treten Veränderungen der inneren Struktur ein. Sie bestehen zumeist in dem Auftreten größerer Vacuolen. Es ist wohl anzunehmen, daß dieselben durch Zusammenfließen der kleineren Alveolen entstehen.

Fig. 57 zeigt den Beginn einer solchen Vacuolisierung; hier ist noch streckenweise die feinere Alveolenstruktur zu erkennen. In Fig. 58 sind noch größere Lacunen aufgetreten, welche das Stäbchen wie gegliedert erscheinen lassen, weil sie die ganze Breite desselben einnehmen. Die Zellsubstanz ist zu kleinen, stärker lichtbrechenden, also wohl dichteren Verbindungsbrücken zusammengedrängt.

Während in vielen Fällen beim Absterben die stärker färbbaren Körnchen diffus verteilt bleiben, kommt es zuweilen zu eigenartigen Gruppierungen derselben. Beispiele hierfür bilden Fig. 59, 60. Ersteres betrifft ein vegetatives Stadium. Hier sind die färbbaren Granulationen zu größeren Kugeln zusammengetreten, die innerhalb von größeren Vacuolen liegen. Ich stelle mir vor, daß bei der Dekomposition der Plasmastruktur eine Anzahl der kleinen Alveolen zu größeren zusammengeflossen ist und hierbei die wohl schwerere Substanz der stark färbbaren Granulationen auf den Boden der großen Lacune sank und hier zu einem größeren Klümpchen zusammenfloß.

Fig. 60 stellt ein im Absterben begriffenes Stäbchen dar, welches in Vorbereitung zur Sporulation die gröberen Körnchen schon gebildet hatte. Hier nehmen die großen Vacuolen die peripheren Teile der Zelle ein, während die Körner zu einem mittleren Strange zusammengezogen sind. Man überzeugt sich oft an günstig gelegenen Stäbchen, daß dieser Körnerstrang nicht in der Längsachse der Zelle liegt, sondern an der Wand, in unserer Figur also an der unteren Wand. Ich vermute auch hierbei, daß die Körnchen infolge der Schwere zusammensinken, nachdem ihr geordneter Zusammenhang mit der alveolären Struktur gelöst war. Das merkwürdige in Fig. 65 dargestellte Stadium erklärt sich leicht als Absterbeerscheinung bei einem Stäbchen, das schon den Körnerfaden für die Sporenbildung angelegt hatte, es entspricht etwa in dem Grade der Vacuolenbildung dem in Fig. 58 dargestellten vegetativen Stadium.

Fraglich ist mir geblieben, ob die in Fig. 66 gezeichnete gröbere Vacuolisierung der Sporenanlage auch eine Absterbeerscheinung ist, ich habe dieses Bild nur einmal beobachtet.

Über einige Entwicklungsstörungen bei der Sporenbildung des Bacillus bütschlii.

Bei der Durchmusterung zahlreicher Ausstriche des Darminhalts der Küchenschabe habe ich eine ganze Reihe von Bildern der Sporenentwicklung gefunden, die von den normalen abweichen. Einige, die mir interessanter erscheinen, habe ich auf der Tafel abgebildet und will sie hier kurz besprechen.

Zunächst Fig. 73; sie stellt einen abnorm langen Bacillus dar, der augenscheinlich sich gerade zur Sporenbildung anschickte. Der granulierte Faden ist schon deutlich zu erkennen, eine typische Sporenanlage scheint aber nur am unteren Pol angelegt zu sein, am oberen ist nur ein kleines Endknötchen des Körnerfadens zu entdecken; dafür haben sich aber im Verlaufe des Fadens fünf größere Ansammlungen von Körnern, wie sie sich bei der ersten Anlage der Sporen gruppieren, ausgebildet. Ich habe dieses Stadium nur einmal beobachtet. Die Vorstellung, die ich mir von diesem abnormen Stäbchen gebildet habe, ist die, daß wegen der zu großen Länge des Bacillus hier der Versuch gemacht wurde, mehrere Sporenanlagen, die dann rudimentär blieben, auszubilden. Eine Möglichkeit zur Prüfung der Richtigkeit dieser Idee hatte ich nicht, da ich am lebenden Objekt ein solches Stadium nicht auffand. Diese Abnormität erinnert an den abnormen Teilungszustand eines sehr langen vegetativen Zustandes, wie er in Fig. 72 abgebildet ist.

Die in Fig. 64 dargestellte Abnormität habe ich nicht selten beobachtet, auch am lebenden Objekt; hierbei konnte ich feststellen, daß eine Weiterentwicklung nicht stattfindet. In diesem Stäbchen sind die Sporenanlagen begonnen, es ist aber nicht zur Ausbildung eines Körnerfadens gekommen. Die etwa zur Hälfte entwickelten Sporenanlagen sind durch eine deutliche Scheidewand von dem übrigen grobkörnigen Inhalt des Stäbchens abgesondert. Interessanterweise konnte ich einmal bei einem absterbenden derartigen Bacillus die Abspaltung dieser dunklen Polkappen von dem Mittelstück beobachten; letzteres war schon grob vacuolisiert und ging dann ebenso wie die kleinen abgeteilten Kappen bald zugrunde.

Nicht selten erstreckt sich die Entwicklungshemmung nur auf eine Sporenanlage, während die andere normal ausgebildet wird. Beispiele hierfür stellen die Fig. 68—70 dar. In allen drei Stadien ist die obere Spore regelrecht fertiggestellt, während die untere trotz des gut entwickelten Körnerfadens rudimentär geblieben ist. In Fig. 68 finden sich an Stelle der Sporenanlage nur einzelne größere färbbare Körner, in Fig. 69 ist außer diesen Körnern noch eine diffus färbbare, sie verbindende Substanz (die mich an Plastin erinnerte) zu bemerken. Besonders interessant ist die Fig. 70, wo die in der Entwicklung zurückgebliebene Sporenanlage sich nur von der normalen dadurch unterscheidet, daß die drei bei letzterer ineinander geschachtelten Substanzen hier nebeneinander gelagert sind.

Über die Ursachen aller dieser Entwicklungshemmungen, die wohl innere sein dürften, vermag ich nichts auszusagen.

Deutung der Befunde.

Obwohl ich schon früher erwähnt habe, daß es verfehlt wäre, von der hier beschriebenen zweifellos eigenartigen Bakterienform allgemeine Schlüsse auf den Bau und die Fortpflanzungsvorgänge der Bakterien im allgemeinen zu ziehen, sei es mir doch gestattet, hier meine persönlichen, subjektiven Ansichten über die bei dieser Form geschilderten Erscheinungen kurz zur Diskussion zu stellen. Ich betone ausdrücklich, daß ich weit davon entfernt bin, ihre Gültigkeit

für alle Bakterien behaupten zu wollen. Da ich bisher nur wenige Formen untersuchen konnte, muß ich auch auf eine Beteiligung an der Diskussion der Kernfrage im allgemeinen, wie sie von Bütschli und A. Fischer in neuerer Zeit geführt wird, vorläufig verzichten. Meine Auffassung der Kernverhältnisse bezieht sich zunächst nur auf die vorliegende Form.

Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen (vielleicht auch bei anderen Bakterien im Zentralkörper Bütschlis) in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserem Bacillus während des größten Teiles seines Lebens diffus durch das ganze Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes; ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma. Die Spore läßt während ihrer Entwicklung deutlich die Zusammensetzung aus Kern, Protoplasma und zwei Hüllschichten erkennen. Während der Sporenruhe geht diese Differenzierung (wie, das wissen wir leider nicht) wieder verloren, der junge Keimling läßt keine Sonderung in Kern und Protoplasma erkennen. Vor wenigen Jahren wäre diese Vorstellung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen kaum möglich gewesen; die neuere Protozoenforschung hat uns aber in der multiplen Kernteilung bei zahlreichen Formen die Tatsache gelehrt, daß die morphologische Differenzierung eines Zellkerns nicht ein notwendiges Postulat für das Leben der Zelle ist. Ich erlaube mir hier nur an ein einziges Beispiel aus eigener Erfahrung zu erinnern. Bei den Foraminiferen ist die multiple Kernvermehrung in zahlreichen Modifikationen und in allen Abstufungen, die ihre Ableitung von der einfachen Kerndurchschnürung ermöglicht, zu finden. Während bei manchen Formen (Patellina, Schaudinn 1895) der Mutterkern bald in zwei, bald in drei und mehrere große Tochterkerne zerfällt, kommt es bei der höchst differenzierten Art, bei Polystomella, zu einer Zerstäubung der Kernbestandteile in viele Hunderte winziger Körnchen und Brocken, die das ganze Plasma der Zelle genau so dicht erfüllen, wie die Körnchen in den Ecken der Alveolen unseres Bacillus. Bei manchen Protozoen ist dieser Zustand der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen nur von kurzer Dauer, es kommt bald wieder zur Zusammengruppierung derselben, aus den anfangs lockeren Körnergruppen entwickeln sich allmählich morphologisch schärfer differenzierte, komplizierte Zellkerne. [Viele Foraminiferen, z. B. Calcituba Saccammina, Stortophaera (Schaudinn, Rhumbler), Radiolarien (Brandt), Gregarinen (Caullery und Mesnil), Coccidien (Schaudinn, Siedlecki), Haemosporidien (Grassi, Schaudinn), Myxosporidien (Doflein). Bei Polystomella hingegen bleibt dieser Zustand sehr lange bestehen. Es sei mir gestattet, die Angaben über diese Verhältnisse aus meiner früheren Mitteilung (Schaudinn 1895, S. 93) zu wiederholen. Es handelt sich um die mikrosphärische Form, die sich durch Schizogonie (Conitomie, Lang) fortpflanzt. „Wenn die reproduktive Periode beginnt, so wird die Membran der bläschenförmigen, mit zahlreichen Chromatinkörpern erfüllten Kerne aufgelöst und die Chromatinbrocken treten frei in das Plasma; durch die lebhaften Strömungen im Plasma werden sie allmählich überall hin verstreut und auch in der Gestalt verändert und verzogen, so daß die größeren unter ihnen oft amoeboide Stänge bilden.“ Dieser Zustand beginnt schon während des Wachstums und hält bis zur Bildung der Tochterzellen an. Postulieren wir einen morphologisch differenzierten Zellkern, so ist die Foraminifere in diesem Zustand kernlos, eine Monere. Ebenso ihre jüngeren Sprößlinge. Denn wenn das Plasma mit den unregelmäßigen Chromatinkörnchen ziemlich gleichmäßig vermischt und erfüllt ist, fließt es aus der Schale heraus und

teilt sich unter lebhafter Pseudopodienbildung in zahlreiche Stücke, die sich abrunden, Schale absondern und nun sich zu den jungen Polystomellen der zweiten, megalosphärischen Generation ausbilden. Aber auch bei den jungen 1—3kammerigen Tieren findet man noch dieselbe diffuse Verteilung der Kernsubstanzen, wie beim Muttertier. Erst beim weiteren Wachstum, oft erst nach mehreren Tagen, wird ein Teil der Chromatinbrocken zu einem größeren Körper vereinigt, der ganz ähnliche Konfiguration und Entstehung aufweist, wie die junge Sporenanlage bei unserem Bacillus, und sich dann zu dem typischen Zellkern der Foraminifere entwickelt.

Ich bin zwar der Ansicht, daß diese Vorgänge[1]) bei Polystomella nicht primärer Natur sind, sondern erst sekundär durch Anpassung an die eigenartigen Schalenverhältnisse entstanden (der Inhalt der Schale muß letztere durch zahlreiche feine Öffnungen verlassen, ein solider Zellkern könnte nicht hindurch, daher die Zerspaltung in viele kleine Fragmente). Indessen beweisen dieselben doch, daß eine Zelle auch ohne morphologisch differenzierten Kern lebensfähig ist und sich sogar fortpflanzt, eine Tatsache, welche der Auffassung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen in unserem Bacillus ermöglichte. Ich weiss auch nicht, ob dieser Zustand der diffusen Verteilung bei unseren Bazillen ein primärer ist, wie ich überhaupt die Ansicht für diskutierbar halte, daß die Einfachheit der Organisation und der Fortpflanzung der Bakterienzellen eher durch Rückbildung herbeigeführt ist und daß sie von höher organisierten Wesen abstammen (Flagellaten?). Verlockend ist freilich die Idee, daß die ersten Lebewesen noch keine Sonderung in Kern und Plasma aufweisen, aber die komplizierten Vorgänge bei der Sporenbildung der Bakterien führen mich immer wieder zu der Vorstellung, daß darin noch Reste einer von den Vorfahren ererbten, aber zum Teil durch parasitische oder saprophytische Anpassung unterdrückten höheren Organisation stecken. Als einen solchen Rest betrachte ich auch die eigentlichen Vorgänge vor der Sporenbildung.

Bei vielen Protozoen kennen wir schon Geschlechtsvorgänge; während sie bei manchen von ihnen mit dem Ruhestadium verknüpft sind, treten sie bei anderen in Verbindung mit der Vermehrung auf. Daß der geschlechtliche Dimorphismus schon bei den Einzelligen aufgetreten ist, dürfte als bewiesen gelten. Seine allmähliche Entwicklung aus der Isogamie ist wahrscheinlich. Während bei den meisten Fällen von Isogamie zwei zwar gleichartige, aber doch schon seit längerer Zeit entstandene Zellen verschmelzen, haben wir durch die bedeutenden Entdeckungen R. Hertwigs über die Befruchtung bei Actinosphaerium vor kurzem auch bei Protozoen einen Fall kennen gelernt, wo die direkten Abkömmlinge derselben Zelle miteinander kopulieren, also der höchste bisher bekannte Grad der Selbstbefruchtung[2]). Als einen ähnlichen Vorgang fasse ich Teilung und darauf folgende Verschmelzung des Inhalts unseres Bacillus vor der Sporenbildung auf und erblicke ebenso wie Hertwig den Zweck dieser primitivsten Art der Kopulation in Verbindung mit den Vorgängen der Sporenbildung in einer Reorganisation der durch anhaltende Teilung geschwächten vitalen Funktionen der Zelle.

Während bei der Actinosphaeriumzelle die vielleicht im Dienste der Reorganisation stehende Reduktion der Kern- und Zell(?)substanz vor der Verschmelzung der Kopulanten durch

---

[1]) Ebenso wie die multiple Kernteilung überhaupt, die ich ja selbst von der direkten abgeleitet habe (Schaudinn 1895).

[2]) Hertwig führt außer diesem bisher im Tierreich einzig dastehenden Fall noch zwei ähnliche aus dem Pflanzenreich an (1898, S. 93). Erstens Desmidiaceen, bei denen nach de Bary die Zellen, welche sich zur Bildung der Dauerspore vereinigen, aus der Teilung einer Mutterzelle hervorgegangen sind, zweitens die Diatomee Achnanthes brevipes, bei der nach Karsten dasselbe der Fall sein soll. In einer späteren Arbeit hoffe ich für diese Erscheinung auch weitere Beispiele aus der Gruppe der Protozoen bringen zu können.

Ausstoßung zweier Reduktionskörper erfolgt, tritt bei unserem Bacillus die Absonderung der zugrunde gehenden Substanzen nach der Kopulation, vor der Sporenbildung ein (Restmasse bestehend aus Plasma und Körnerfaden). Die weitere Forschung muß lehren, ob sich derartige Vorgänge auch noch bei anderen Mikroorganismen vorfinden und ob sie primäre Erscheinungen sind oder nur Etappen eines Rückbildungsvorganges darstellen, die nur noch schwache Zeugen des allmählichen Verlustes der geschlechlichen Vorgänge bei diesen einfachen oder einfacher gewordenen Lebewesen sind. Hierzu anzuregen war der Zweck dieser Zeilen.

Nachschrift.

Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschien die ideenreiche Abhandlung von R. Hertwig „Die Protozoen und die Zelltheorie" (diese Zeitschrift Heft 1, S.1). Verfasser kommt auf Grund der Entdeckung eines diffus verteilten Netzes von Kernsubstanzen bei Rhizopoden, das er Chromidialnetz nennt, zu ganz ähnlichen Vorstellungen über die Kernverhältnisse der Bakterien wie ich, ohne dieselben selbst untersucht zu haben. Gerade die Polythalamien, bei welchen dies Chromidialnetz eine besonders hervorragende Rolle spielt und schon lange bekannt war (er hätte sie sehr zur Stütze seiner Ansicht verwerten können), hat er leider wenig berücksichtigt. Bezüglich der Bakterien spricht er sich folgendermaßen aus: „Den Bakterien und Oscillatorien möchte ich auf Grund der Untersuchungen anderer, besonders Bütschlis, ein von einem Chromidialnetz durchsetztes achromatisches Protoplasma zuschreiben, einen Zustand des Weichkörpers, der in mancher Hinsicht an die von Haeckel für die Moneren postulierte Organisation erinnert, insofern also in der Tat ein zu einem besonderen Zellorgan differenzierter Kern noch fehlen würde."

Literatur.

Brefeld, A. (1881), Botanische Studien über Schimmelpilze, vol. 4, 1881, p. 51.

Bütschli, O. (1890), Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig (Engelmann) 1890.

— (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig (Engelmann) 1892.

— (1896), Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig (Engelmann) 1896.

Ernst, P. (1888), Über den Bacillus xerosis und seine Sporenbildung, in: Zeitschrift f. Hygiene u. Infekt.-Kr., vol. 4, p. 36, 1888.

— (1889), Über Kern- und Sporenbildung bei Bakterien, in: Zeitschr. f. Hygiene u. Infekt.-Kr., vol. 5, p. 428, 1889.

Fischer, A. (1891), Die Plasmolyse der Bakterien, in: Berichte der k. sächsischen Ges. d. Wissensch. Math.-physik. Kl., 1891, p. 52—74.

— (1894), Untersuchungen über Bakterien, in: Jahrb. f. wiss. Botanik, vol. 27, 1894, Heft 1.

— (1897), Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena (Gustav Fischer) 1897.

Flügge, C. (1896), Die Mikroorganismen. Leipzig (Vogel) 1896.

Frenzel, J. (1891), Über den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbazillen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bakterien, in: Zeitschr. f. Hygiene u. Infekt.-Kr., vol. 11, p. 207, 1891.

— (1891a), Der Zellkern und die Bakterienspore, in: Biolog. Zentralbl., vol 9, Nr. 24, 1891.

Hertwig, R. (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni, in: Abh. Akad. München, II. Kl., vol. 29, Abt. III, 1898.

Kern (1881), Über ein neues Milchferment aus dem Kaukasus, in: Bull. Soc. natur. Moscou, 1881, Nr. 3.

Migula, W. (1897), System der Bakterien. Handbuch der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Bakterien. I. Bd. Allgemeiner Teil. Jena (Gustav Fischer) 1897.

Nencki, M., und Schaffer, F. (1879), Über die chemische Zusammensetzung der Fäulnisbakterien, in: Journ. f. prakt. Chemie. N. F., vol. 20, 1879, p. 461—463.
Prazmowski (1880), Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentbildung einiger Bakterienarten. Leipzig 1880.
Schaudinn, F. (1895), Über den Dimorphismus der Foraminiferen, in: Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1895, Nr. 5, p. 87.
— (1895), Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcitula polymorpha Roboz, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 59, 1895, p. 191.
— (1895), Über Plastogamie bei Foraminiferen, in: Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1895, Nr. 10, p. 179.
— (1896), Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg., in: Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1896, vol. 2, p. 83.
— (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat., vol. 13, Heft 2, 1900, p. 198.
Schewiakoff, W. (1893), Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süßwassers, in: Verh. d. naturh.-mediz. Vereins Heidelberg. N. F., vol. 5, 1893, p. 44.
Weigert, C. (1887), Neuere Vererbungstheorien, in: Schmidts Jahrbücher der gesamten Medizin, 1887, Nr. 215, p. 89f.

Erklärung der Abbildungen.

Untere Hälfte Tafel XVII und Tafel XVIII.

Alle Figuren beziehen sich auf Bacillus bütschlii aus dem Darm von Periplaneta orientalis.

Fig. 1—31 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet, die Umrisse und groben Strukturen wurden hierbei mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates nachgezogen. Alle übrigen Figuren sind nach Präparaten, die in verschiedener Weise fixiert und, wo nicht anders angegeben, mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbt waren, mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

Vergrößerungen: Fig. 1—31, 1*a*, 39, 50—52, 54—61, 68, 72, 73 ca. $^{1000}/_1$.
Fig. 1*b*—1*d*, 32—38, 40—49, 53 ca. $^{2200}/_1$.
Fig. 62—67, 69—71 ca. $^{1750}/_1$.

Fig. 1—8. Querteilungsstadien des Stäbchens.

Fig. 1*a*. Bacillus mit Geißeln; Trockenpräparat, Löfflersche Färbung.

Fig. 1*b*. Kleiner Teil eines Längsschnittes, um die Struktur der Membran zu zeigen; Osmiumsäuredämpfe.

Fig. 1*c*. Dasselbe, aber die Membran hat sich von dem Alveolarsaum des Plasmas, wahrscheinlich infolge Quellung, abgehoben. Sublimat-Alkohol-Eisessig, Eisenhämatoxylin.

Fig. 1*d*. Kleines Stück von der Oberfläche der Membran von einem leeren (nach Bildung der Sporen) Bacillus. Osmiumsäuredämpfe. Kaisertinte.

Fig. 9—21. Stadien der Sporenbildung des Stäbchens.

Fig. 9. Man bemerkt die gröbere Granulierung des Alveolensystems gegenüber den gewöhnlichen, vegetativen Stadien (Fig. 1—8).

Fig. 10—11. Auftreten der stärker lichtbrechenden Scheidewand.

Fig. 12. Die Scheidewand verschwindet wieder allmählich.

Fig. 13. Plasmaströmung veranlaßt eine längsfaserige Anordnung der Alveolen und Granula.

Fig. 14. Ansammlung der gröberen Granulationen zu einem geschlängelten Bande in der Mitte der Zelle und Beginn der Anhäufung der Körnchen an den beiden Polen.

Fig. 15. Weiter vorgeschrittenes Stadium dieses Vorganges.

Fig. 16. Die Sporenanlagen haben ihre größte Ausdehnung erreicht.

Fig. 17. Die Sporenanlagen schrumpfen stark zusammen, wobei sie Flüssigkeit abgeben und daher stärker lichtbrechend werden, ihre alveolär-körnige Struktur wird undeutlicher.

Fig. 18. Die Sporenanlagen sind noch stärker kontrahiert, um dieselben macht sich eine schwächer lichtbrechende, hyaline Zone bemerkbar; das granulierte Band in der Mitte der Zelle hat sich von den Sporenanlagen gelöst.

Fig. 19. Die Sporenanlagen haben sich mit einer Membran umhüllt, die beiden Bestandteile des Sporeninhalts sind noch zu erkennen, an den inneren Polen der Sporen sammelt sich eine stärker lichtbrechende Substanz an, während der Rest des Zellinhalts sich nach der Mitte der Zelle zu kontrahiert.

Fig. 20. Die stärker lichtbrechende Substanz an den inneren Polen der Sporen hat sich kappenartig über die letzteren ausgebreitet und läßt nur einen kleinen Teil des äußeren Pols der Sporen frei. Die Spore ist so stark lichtbrechend geworden, daß man in ihrem Innern keinerlei Strukturen mehr erkennen kann.

Fig. 21. Sporen fertig ausgebildet.

Fig. 22—26. Verschiedene Formen der Sporen, die sich frei, nach Zerfall der Mutterzellen, in den Facces von Periplaneta finden.

Fig. 27—31. Auskeimung der Spore im Darmsaft von Periplaneta.

Fig. 32. Teil eines vegetativen Stäbchens, um die feinere Plasmastruktur und die feine Granulation dieser Stadien zu zeigen. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 33—38. Die Bildung der Scheidewand und ihre Spaltung bei der Teilung der Zelle. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 39. Ein in Querteilung befindliches Stäbchen, bei welchem der kleinere obere Teil die feine Granulierung der vegetativen Zellen, die größere untere die grobe Körnelung der Sporen bildenden Zellen zeigt. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 40—41. Stücke von Zellen mit grober Körnelung. Die beiden Figuren stellen etwa die beiden Extreme des Vorkommens dar. Sublimat-Alkohol, Grenachers Hämatoxylin.

Fig. 42. Partie um die Scheidewand in einer grob granulierten Zelle. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 43. Stäbchen, welches während der Plasmaströmung fixiert wurde; entspricht etwa Fig. 13. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 44—49 entsprechen etwa den Fig. 15—20 und stellen sechs aufeinander folgende Stadien der Sporenbildung dar, wobei wegen des Raummangels nur die Hälfte der Zelle gezeichnet wurde. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 50—52. Drei Stadien der Auskeimung der Spore. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 53. Eine reife, mit Sublimat-Alkohol fixierte Spore wurde unter dem Deckglas zerdrückt und mit Grenachers Hämatoxylin gefärbt.

Alle übrigen Figuren der Tafel stellen Kunstprodukte, die bei der Präparation entstanden sind, oder abnorme Entwicklungsstadien des Bacillus dar.

Fig. 54. Buckelförmige Abhebung der Membran infolge von Quellung. Sublimat-Alkohol-Essigsäure, Grenachers Hämatoxylin.

Fig. 55. Ringförmige Faltenbildung der zuerst gequollenen, dann geschrumpften Membran. Platinchlorid-Osmium-Essigsäure, Alkohol in steigender Konzentration.

Fig. 56. Zelle, deren Plasma an der linken Hälfte gequollen, rechts geschrumpft ist. Dieses Kunstprodukt ist wahrscheinlich dadurch entstanden, daß das Fixierungsmittel (Hermannsche Lösung), das unter dem Deckglas zugesetzt wurde, von einer Seite an das Objekt herantrat.

Fig. 57—60. Strukturveränderungen der Zellen beim Absterben (cf. Text).

Fig. 61. Plasmolyse des Zellinhalts. Alkohol absolutus, dann getrocknet.

Fig. 62. Abnorme Aneinanderreihung der stärker färbbaren Körnchen im Plasma zu groben Fäden und Balken.

Fig. 63. Plasmaströmung in einer Zelle mit abnormer Körnelung.

Fig. 64. Entwicklungshemmung während des Beginnes der Sporenbildung, es unterblieb die Bildung des geschlängelten Fadens, die Zelle hat die Sporenanlagen durch dunkler färbbare Querwände von dem übrigen Inhalt getrennt.

Fig. 65. Zelle, die während des Beginnes der Sporenbildung (das Körnerband war schon gebildet) unter Vacuolenbildung abstarb.

Fig. 66. Abnorme Vacuolenbildung (?) in einer jungen Sporenanlage.

Fig. 67. Plasmolyse eines in Sporenbildung begriffenen Stäbchens; fixiert mit Alkohol absolutus, dann getrocknet.

Fig. 68. Entwicklungshemmung bei einer Spore; während die obere regelrecht ausgebildet ist, finden sich an Stelle der unteren nur einige grobe, stark färbbare Körner. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 69. Ähnliches Stadium; die untere Sporenanlage zeigt aber außer den Körnern noch eine sie teilweise verbindende, diffus färbbare strukturlose Substanz. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 70. Die untere Sporenanlage zeigt abnormerweise die drei bei der normalen Spore ineinander geschachtelten Teile nebeneinander. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 71. Plasmolyse bei einem Stäbchen, dessen Sporen beinahe fertig waren; fixiert mit Alkohol absolutus, dann getrocknet.

Fig. 72. Abnormes Teilungsstadium bei einem sehr langen Stäbchen; zwei Scheidewände fertig, von den zwei mittleren sind die Anlagen zu erkennen. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 73. Abnorme Bildung des Sporenfadens bei einem sehr langen Stäbchen. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

II. Bacillus sporonema n. sp.

Hierzu obere Hälfte Tafel XVII.

Im Vergleich zu der riesigen Form, welche der Gegenstand meiner ersten Mitteilung über Bakterien[1]) war, ist der dieser Notiz zugrunde liegende Organismus von geringer Größe. Er gehört wiederum zu der Gruppe von Spaltpilzen, die man unter dem Gattungsnamen „Bacillus“ zusammenfaßt. In seinem vegetativen, beweglichen Zustand ist er ein kleines, mit zahlreichen Geißeln ringsum versehenes Stäbchen. Charakteristisch für diese Form ist die äußerst eigentümliche Art der Sporenbildung. Die reifen Sporen stellen spindelförmige stark lichtbrechende Körper dar, deren Pole in lange dünne starre Fäden auslaufen. Durch diese Fäden werden die Sporen zu dichten Flechtwerken vereinigt und zusammengehalten. Wegen dieser eigentümlichen Fadensporen habe ich dem Bacillus den Speziesnamen „sporonema“ gegeben.

Ich fand diese Form im Jahre 1896 bei Gelegenheit von Studien über die marine Labyrinthula macrocystis Cienkowski. Dieser rhizopodenähnliche Organismus war in den Kulturgläsern, welche ich mit Foraminiferen öfters aus Rovigno nach Berlin gesandt erhielt, meist auf der Oberfläche des Wassers, in dem von allerlei Mikroorganismen gebildeten Kahmhäutchen zu finden. Legte man ein Deckglas vorsichtig auf dieses Häutchen, so blieb es daran haften und konnte in der feuchten Kammer studiert werden. In der großen Fülle von Organismen, die dieses Kahmhäutchen bewohnen, fiel mir in einem Glase wiederholt ein Flechtwerk von gleichartigen, spindelförmigen, stark glänzenden Gebilden auf, deren Zugehörigkeit mir lange rätselhaft blieb. Oft war die ganze Kahmhaut fast nur aus diesen Gebilden zusammengesetzt, so daß sie den Eindruck einer Reinkultur von Bakterien hervorrief. Da aber bei längerem Beobachten diese Spindeln keinerlei Veränderung zeigten und weder Andeutungen einer Vermehrung noch irgend welche Lageverschiebungen bemerkt wurden, kam ich auf die Vermutung, daß es Dauerzustände eines Organismus seien; dafür sprachen auch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und die Unmöglichkeit, mit irgendeinem Farbstoff ihren Inhalt zu tingieren.

Durch Zufall kam ich zur Lösung des Rätsels. In einer feuchten Kammer, in der Labyrinthula Cysten gebildet hatte, ließ ich das Wasser verdunsten, um die Cysten auszutrocknen und dann wieder auskeimen zu lassen. Es befanden sich auch zahlreiche Spindeln des un-

[1]) cf. Arch. f. Protistenkunde, Bd. I, S. 306.

bekannten Organismus festgeklebt auf dem Deckglas. Als ich das letztere wieder mit Meerwasser angefeuchtet hatte und nach einigen Stunden die Labyrinthula-Cysten kontrollieren wollte, fiel mir sofort auf, daß die meisten Spindeln ihr starkes Lichtbrechungsvermögen eingebüßt und sich bedeutend vergrößert hatten. Sie waren gequollen. Nun nahm ich sie in genauere Beobachtung und hatte in kurzer Zeit die Freude, aus mehreren das Auswachsen eines kleinen beweglichen Stäbchens zu beobachten; die genauere Untersuchung dieses Gebildes ergab die Charaktere eines Bacillus.

Die Isolierung dieses Organismus bereitete trotz seiner Kleinheit keine großen Schwierigkeiten. Die damals (1896—97) gesammelten Notizen über die Morphologie und Entwicklung dieses Organismus bilden den Inhalt dieser Mitteilung; seit 1897 habe ich leider diesen Bacillus nicht wieder gefunden, meine damaligen, aphoristischen Beobachttungen konnte ich also nicht ergänzen. Dieselben, sowie die Zeichnungen waren liegen geblieben, weil ich einige Jahre die Absicht hegte, meine kleinen Bakterienstudien zu einer größeren Arbeit zu erweitern. Dann kamen andere Aufgaben und ich entschloß mich aus Zeitmangel, meine Notizen einzeln und allmählich zu publizieren. Sie machen daher, wie ich in meiner ersten Mitteilung bereits betonte, keine großen Ansprüche. Da ich ferner hier in Rovigno keine Spur von neuerer Bakterienliteratur habe, kann ich die Literatur auch nur insoweit berücksichtigen, als meine Notizen aus der Zeit meines Berliner Aufenthaltes reichen. Die Möglichkeit, mir die Literatur hier zu beschaffen, habe ich auch nicht. Wenn ich daher in meiner ersten Mitteilung wegen zu geringer Literaturvergleichung um Nachsicht bat, so war dieser Literaturmangel der Grund, nicht etwa Bequemlichkeit, wie Arthur Meyer[1]) in einer Kritik meiner Arbeit anzunehmen scheint.

Wenn Meyer ferner meint, ich hätte an meinem Bacillus bütschlii „wohl noch manches mehr sehen und manches Gesehene richtiger auffassen können, wenn ich die Literatur über die Bakterien besser berücksichtigt hätte“, so hat er vielleicht recht, besonders bezüglich seiner eigenen Arbeiten und der seiner Schüler. Erstens waren dieselben, als ich meine Beobachtungen anstellte (1895—97) zum Teil noch nicht bekannt, ich konnte daher gar nicht auf die Ideen Meyers eingehen, zweitens sind sie mir auch jetzt noch nicht zugänglich. Es scheint mir aber auch nicht von großem Wert zu sein, wenn ich bei Notizen, die früher gewonnen wurden, Literaturvergleiche aus späterer Zeit heranziehe. Trotz dieses großen Mangels meiner Bakterienstudien und der vielen Lücken in denselben, hoffe ich doch, daß es dem einen oder anderen zünftigen Bakteriologen nicht ganz ohne Interesse sein wird, wenn ein außerhalb der Zunft stehender Beobachter, mit den Gesichtspunkten seines Forschungsgebietes sich an die Beobachtung und Beurteilung einiger Bakterien wagt. Ich glaube, daß die Diskussion so vorteilhaft erweitert werden kann. Mir persönlich liegt vor allem daran, in der Protistenkunde die verloren gegangenen Beziehungen der Protozoen- und Protophytenforschung nach Möglichkeit wieder anbahnen zu helfen. Daß ich hierbei vielen Widerspruch und Ablehnung erfahren werde, darauf bin ich gefaßt, hoffe aber doch auf eine spätere gute Wirkung meiner Bestrebungen.

Die Kleinheit des Bacillus sporonema ließ nicht soviele Details des Baues erkennen, wie bei dem großen Bacillus bütschlii aus dem Schabendarm. Der Aufbau des Körpers ist daher scheinbar einfacher. Von besonderem Interesse ist wie dort die Art der Sporenbildung, bei der ich wiederum als Vorspiel einen Teilungsversuch beobachten konnte. Nur ist bei Bacillus sporonema stets eine Spore vorhanden, während Bacillus bütschlii zwei ausbildet.

---

[1]) In: Botanische Zeitung 1903, Nr. 1.

Material und Untersuchungsmethoden.

Bacillus sporonema ist wie erwähnt eine marine Form; sie trat wiederholt in einem Glase auf, das mit Meerwasser aus der Adria bei Rovigno gefüllt war. In meinen frisch angesetzten Foraminiferenkulturen wurde sie nie beobachtet; in dem Glase, in welchem ich sie entdeckte, trat sie erst nach längerem Stehen auf. Als die Ulven, die zur Sauerstoffproduktion hineingesetzt waren, anfingen zu zerfallen und nach Verlust des Chlorophylls sich in gelbliche gallertige Flocken auflösten, bildeten sich die Kahmhäutchen mit den Sporengeflechten des Bacillus. Als Kulturflüssigkeit für die Isolierung des Bacillus wurde ein Dekokt der gallertigen Ulvenflocken in Seewasser verwendet. In einer Reagenzröhre wurden mehrere derartige gelbe Flocken wiederholt in Seewasser aufgekocht, die Flüssigkeit dann filtriert, wieder gekocht und steril aufbewahrt.

Die Isolierung der Bazillen geschah in folgender Weise: Mit einem Deckglase wurde das Kahmhäutchen mit den Sporenfilzen von der Oberfläche des Seewassers abgenommen. Dann ließ ich es an der Luft trocknen und suchte mit einem starken Trockensystem eine Stelle aus, an der nur die spindelförmigen Sporen in größeren Haufen zu beobachten waren. Mit einer fein zugeschmolzenen Glasnadel, die an der Spitze naßgemacht war, sprengte ich ein kleines Stückchen des Sporenfilzes vom Deckglase ab und übertrug es in einen ganz winzigen Tropfen der Nährlösung, der so klein war, daß er auf der feuchten Kammer mit Immersion ganz übersehen werden konnte. Mit den Glasnadeln wurden die Sporen auseinander gezerrt und möglichst gleichmäßig in dem Tropfen verteilt. Jetzt wurde dieser bei 1000facher Vergrößerung genau durchmustert und die Kultur verworfen, sobald sich auch nur die Andeutung eines nicht zu den Spindeln gehörigen Körpers darin fand. Waren nur Spindeln vorhanden, dann wurde der Tropfen durch Zufügung von reiner Nährlösung vergrößert. Als ich erst eine Stammkultur hatte, wurde stets nur von dieser auf neue feuchte Kammern überimpft. Der Beweis der gelungenen Reinkultur wurde dadurch erbracht, daß in den Kammern nach ihrer Eintrocknung nur Spindeln zu finden waren.

Für die Beobachtung der beweglichen Stadien des Bacillus wurden Präparate mit sehr kleinen Mengen von Flüssigkeit benutzt, man kann dann die Stäbchen durch den Deckglasdruck gelegentlich festlegen. Die Fixierung und Färbung der Präparate ist nicht schwierig, weil die Kahmhäutchen mit den Sporen und Bazillen auch in Flüssigkeiten am Deckglas haften bleiben.

Trockenpräparate wurden meist nur für die Geißelfärbung verwendet. Zum Studium des feineren Baues der Bazillen halte ich sie für ungeeignet; sie liefern zu viele Kunstprodukte.

Sehr gut ist die Fixierung mit Osmiumdämpfen. Hierbei wurde 2 % Osmiumsäure in einer Uhrschale erhitzt bis sichtbare Dämpfe aufstiegen, und das nasse Deckglas mit den Bazillen einige Sekunden darüber gehalten, dann sofort in Wasser ausgewaschen, in langsam steigendem Alkohol gehärtet, in beliebiger Weise gefärbt und schließlich eingeschlossen.

Die Färbung fällt noch besser aus bei Fixierung mit heißem Sublimatalkohohl (2 Teile konzentrierte wässerige Sublimatlösung und 1 Teil Alkohol absolutus). Im übrigen verweise ich bezüglich der Fixierungs- und Färbungsmethoden auf meine erste Bakterienarbeit; bei der vorliegenden Form wurden dieselben ebenso angewendet. Die beste Färbung ergab wiederum die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode, die die mannigfaltigsten Variationen und Abstufungen der Tinktion ermöglicht; alle im Leben sichtbaren Struktureinzelheiten ließen sich mit dieser Methode deutlicher machen.

Die Romanowskische durch Ziemann und Nocht verbesserte Eosin-Methylenblau-Färbung habe ich auch wiederholt probiert, ohne sonderlich bessere Bilder zu erhalten; eine distinkte Färbung bestimmter morphologisch differenzierter Bildungen im Plasma, die man nach Analogie mit den Malariaparasiten als Kerne deuten könnte, wurde hiermit ebensowenig wie mit anderen sogenannten Kernfarbstoffen erzielt; doch muß ich erwähnen, daß mir für diese Färbung nur die alten Präparate vom Jahre 1896 zur Verfügung standen, die alle vorher schon anders gefärbt waren und nun für die Romanowskische Färbung entfärbt und ausgewaschen werden mußten.

Wenn bei Anwendung von Methylenblau frische nicht fixierte Bazillen die blaue Färbung annahmen, konnte ich immer feststellen, daß sie nicht mehr lebensfrisch waren.

Zur Beobachtung wurde ein Mikroskop von Zeiß mit dem apochromatischen Objekt homogener Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 6, 8, 12, 18 benutzt. Als Lichtquelle diente meist künstliches Licht (Auer-, Acetylen- und Zirkonlicht), besonders für das Studium des lebenden Objekts ist dieses dem diffuseren Tageslicht weit vorzuziehen.

Gestalt und Bau der vegetativen Stadien des Bacillus sporonema.

Die Gestalt des Bacillus sporonema ist die eines kurzen, zylindrischen Stäbchens, dessen Enden halbkuglig abgerundet erscheinen. Der Querschnitt ist kreisförmig. Differenzen zwischen den beiden Polen sind nicht zu beobachten.

Die Größendimensionen schwanken zwischen nicht sehr engen Grenzen. Die kleinsten Stäbchen sind ca. 3 μ lang, bei einem Querdurchmesser von ca. $^3/_4$ μ; die größten 8 μ, bei einer Breite von 1,5 bis 2 μ. Das Verhältnis von Länge zur Breite ist nicht konstant (cf. Fig. 1—9, 23—31). Das Lichtbrechungsvermögen des Bacillus ist variabel und hängt von der Menge der in ihm angehäuften Granulationen ab; fehlen letztere vollständig, so ist er sehr schwach lichtbrechend. Eine Färbung des Stäbchens war nicht zu beobachten.

Seine Konturen sind scharf und glatt, die Begrenzung macht sich als dunklere Linie bemerkbar, eine doppelte Konturierung derselben war auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen, weder am frischen noch gut konservierten Objekt. Bei schlechter Fixierung kann man aber oft eine Trennung des Zellinhalts von der Membran herbeiführen (Fig. 32, 34, 36). Sowohl in Trockenpräparaten als bei Fixierung mit absolutem Alkohol zieht sich manchmal der ganze Inhalt von der Wand zurück, es tritt dann eine dünne Membran deutlich hervor. Die Kleinheit des Objekts läßt keine weiteren Details dieser Grenzschicht erkennen. Daß eine besonders differenzierte Membran aber sicher vorhanden ist, wenn sie auch beim unversehrten Stäbchen nicht deutlich erkannt werden kann, geht daraus hervor, daß beim Zerquetschen der Stäbchen eine Trennung von Inhalt und Hülle hervorgebracht werden kann (Fig. 37): die Hülle behält hierbei meist die Gestalt des Stäbchens bei, scheint also fester zu sein als der Inhalt.

Die Bewegung der vegetativen Stadien ist ziemlich lebhaft. Sie besteht in korkzieherartiger Vorwärtsbewegung, wobei der Körper selbst rotiert; die Lokomotion ist nicht ganz gleichmäßig, sondern zuweilen wackelnd und zitternd. Oft kann man auch kurze Zeit diese zitternde Bewegung ohne Lokomotion wahrnehmen. Das plötzliche Stocken der Vorwärtsbewegung habe ich öfters beobachtet, aber niemals deutlich die Umkehr in die entgegengesetzte Bewegungsrichtung verfolgen können, wie bei Bacillus bütschlii, dessen ganze Bewegungsart bedeutend von der hier geschilderten abweicht. Die Geißeln waren am lebenden

Objekt nicht wahrnehmbar. Bei starker Räucherung mit Osmiumdämpfen und darauffolgender starker Eisenhämatoxylintinktion (ganz ohne Ausziehen nach der Tinktion) zeigte es sich, daß die ganze Peripherie des Stäbchens mit geschlängelten Geißeln bedeckt ist. Ebensowenig wie beim Bacillus bütschlii konnte ich aber die Geißeln bis zur Membran deutlich verfolgen, sie scheinen auch hier von einer strukturlosen, hellen, gallertartigen Hülle (Fig. 22) zu entspringen. Eine feinere Struktur der Geißeln habe ich nicht wahrnehmen können.

Meyer (l. c.) meint, meine Angabe, daß die Geißeln des Bacillus bütschlii aus einer Hüllsubstanz entspringen, ist sicher unrichtig; wie er dies behaupten kann, ohne das Objekt selbst untersucht zu haben, ist mir unklar. Er könnte höchstens sagen, er glaube, daß das was ich gesehen, ein Kunstprodukt ist, das bei der Konservierung entstanden ist, oder etwas Ähnliches; das kann schon sehr gut sein; aber meine Angaben einfach für unrichtig erklären, weil er bei den Untersuchungen seiner Objekte zu anderen Anschauungen gekommen ist, geht doch über eine Kritik hinaus. Da man eben die Geißeln am lebenden Objekt nicht sehen kann, vermag man meines Erachtens auch über ihre natürliche Insertion nichts Positives auszusagen; wenn die Geißeln in Präparaten eine Verbindung mit dem Protoplasma zeigen, so ist dies sehr interessant, ja mir selbst ist die Idee, daß die Bakteriengeißeln im Plasma inserieren, auch sehr sympathisch, deshalb kann es in anderen Fällen doch ganz anders sein. Ich komme immer wieder darauf zurück, daß es sich bei den Protisten nicht empfiehlt, aus Einzelbeobachtungen verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen, und von einer Form auf andere zu folgern.

Bei schwächerer Vergrößerung erscheinen viele Stäbchen ganz homogen, andere, meist die dickeren, fein granuliert. Bei stärksten Systemen habe ich aber niemals das Plasma ganz gleichförmig gebaut gefunden. Im einfachsten Falle waren dann wenigstens einige hellere Stellen, die den Eindruck von Alveolen machten, wahrzunehmen. Die kleinsten Formen zeigten oft nur eine Reihe solcher Alveolen, die durch schmalere oder breitere homogene und stärker lichtbrechende Substanzbrücken getrennt waren (Fig. 1). Die geringste Zahl dieser Alveolen in einer Zelle betrug vier. Oft sind dieselben annähernd gleich groß (Fig. 1), dann erscheint das Stäbchen sehr gleichmäßig gekammert. In anderen Fällen sind diese helleren Flecke von sehr verschiedener Größe (Fig. 2), dann überwiegt in der Zelle die dunklere Grundsubstanz.

Während ich an den lebenden Stäbchen in manchen Fällen keinerlei stärker lichtbrechende Körnelungen wahrnehmen konnte (Fig. 1, 2), treten bei anderen deutliche, stärker lichtbrechende Körnchen in der Grundsubstanz zwischen den Alveolen auf. In den Alveolen selbst wurden niemals Granulationen gesehen. Die Zahl, Größe und Anordnung der Körnchen in der Grundsubstanz ist ebenso wechselnd, wie die der hellen Alveolen, wie ein Blick auf die Fig. 3—9 zeigen kann; auch das Lichtbrechungsvermögen dieser Gebilde ist wechselnd.

Als Gesetz kann nur gelten, daß der Körner- und Alveolenreichtum der Stäbchen mit ihrem Alter und ihrer Größe zunimmt, um am Ende des vegetativen Lebens, vor der Sporenbildung den Höhepunkt zu erreichen (Fig. 43). Die jüngsten eben aus der Spore geschlüpften Stäbchen haben nur eine Alveolenreihe und keine Granulationen, die ältesten sind dicht mit Alveolen (2—3 Reihen) und kleineren und größeren Körnchen durchsetzt.

Ein konstantes Verhältnis zwischen der gröberen und feineren Vacuolisierung und der Körnelung scheint also nicht zu bestehen, es scheinen vielmehr alle möglichen Variationen vorzukommen. Fig. 3 zeigt vier Alveolen von verschiedener Größe und zwei größere Körnchen, Fig. 4 eine dicke Zelle mit vier großen Alveolen und sechs größere Granula, Fig. 5 eine etwa ebenso große Zelle, aber mit vielen kleinen Alveolen und größeren und kleineren Körnchen in den Knotenpunkten usw. Wenn in den Stäbchen nur ein größeres Korn enthalten ist (Fig. 7, 8)

und man außerdem noch durch Färbung nachweisen kann, daß sich dasselbe stark färbt (Fig. 25, 26), glaubt man eine einkernige Zelle vor sich zu haben. Leider sind aber diese Stadien durch allerlei Übergänge mit ganz feinkörnigen verbunden und lassen eine solche Deutung nicht sehr plausibel erscheinen.

Das gut fixierte und gefärbte Präparat zeigt genau dasselbe, wie das lebende Objekt (Fig. 23—31) nur in deutlicherer Weise. Viele Körnchen nehmen die Farbstoffe stärker an und behalten sie beim Ausziehen länger als das übrige Plasma, aber niemals gelingt es irgendein bestimmtes, morphologisch als Zellkern anzusprechendes Gebilde durch die Färbung zu differenzieren; die Anordnung der gefärbten Inhaltsgebilde ist bei den konservierten Zellen mit allen Farbstoffen ebenso variabel, wie die der stärker lichtbrechenden Körnchen am lebenden Objekt. Mit Hämatoxylin erhält man bald rot, bald blau gefärbte Körnchen in wechselnder Zahl und Anordnung, ebenso nehmen bei der Romanowskischen Doppelfärbung manche Körnchen blaue, andere rote Färbung an. Selbst wenn nur ein einziges großes, kernähnliches Gebilde in der Zelle gefunden wurde, wie etwa Fig. 25 und 26 es zeigen, wurde es bald blau, bald rot gefärbt und zwar in demselben Präparat.

Färbbare Körnchen wurden in den konservierten Präparaten nie ganz vermißt, während manche lebenden Zellen keinerlei Granulationen erkennen ließen. Oft sind aber die färbbaren Granula so fein und dicht in der Grundsubstanz verteilt, daß man nur mit unseren stärksten und besten Systemen eine Auflösung des Strukturbildes erhielt. Ein solches Extrem zeigt Fig. 31, in der die Grundsubstanz bei 2250facher Vergrößerung nur äußerst fein getüpfelt erscheint. Ich glaube nicht, daß die Körnchen im Plasma alle gleichartige Gebilde sind, es können sehr verschiedene Substanzen sich optisch und färberisch ähnlich verhalten. Manchmal findet man übrigens neben den gefärbten Granula auch ganz ungefärbte, aber stärker lichtbrechende Körnchen. Besonders deutlich ist dies an dem herausgequetschten Plasma der Bazillen wahrzunehmen (cf. Fig. 37). Über die chemische Natur dieser verschiedenen Inhaltsgebilde des Plasmas, sowohl des Alveoleninhalts als der Granula vermag ich nichts auszusagen. Es wurden nur wenige chemische Reaktionen gemacht. Stärkekörner und Glykogenkugeln waren nicht nachweisbar. Mit Jodtinktur konnte in keinem Falle irgendein Bestandteil der Zelle blau gefärbt werden, auch nicht vor der Sporenbildung; der ganze Inhalt des Stäbchens färbte sich gleichmäßig gelbbraun. Dieselbe Erscheinung trat bei Anwendung von Jod-Jodkalium ein. Osmiumsäure bräunte keine Körnchen auffallend stärker als den ganzen Zellinhalt. Im Speichel lösten sich manche Körnchen sehr schnell, andere blieben lange erhalten. Stark verdünnte Essigsäure brachte die ganzen Zellen zur Quellung, manche Granula verschwanden, andere blieben erhalten. Die neueren mikrochemischen Reaktionen, die besonders durch Arthur Meyer und seine Schüler in Anwendung gebracht werden, konnte ich bei meiner Form nicht probieren, weil sie damals noch nicht bekannt waren.

Über einige Kunstprodukte infolge ungenügender Konservierung.

Bei Anwendung der üblichen Trockenmethode werden die Bazillen stark verändert. Der plasmatische Inhalt der Stäbchen schrumpft und zieht sich von der Grenzschicht mehr oder weniger zurück. Sehr häufig finden sich Bilder wie Fig. 33. Das Plasma hat sich von den beiden Polen zurückgezogen, dieselben sind infolgedessen ganz hell geworden. In Fig. 35 ist auch in der Mitte ein großer Hohlraum entstanden. Fig. 34 dürfte so zu deuten sein, daß beim Antrocknen an die Deckglasfläche die Grenzschicht schneller festklebte, während der Zellinhalt

noch Zeit fand, sich allseitig von der Membran loszulösen und zu einem schmalen Faden zu kontrahieren. Hier und da bemerkt man noch zackige Ausläufer zur Begrenzungslinie verlaufen.

Auch bei der nassen Fixierung mit Alcohol absolutus treten ähnliche Schrumpfungserscheinungen auf. Fig. 32 erkläre ich mir so, daß der wasserentziehende Alkohol von rechts an die Zelle herangetreten ist, der Inhalt kontrahierte sich hier zuerst, der ausgepreßte wässerige Inhalt des Plasmas wölbte links die Membran oder Grenzschicht hervor und trennte sie bei gleichzeitiger Kontraktion des Plasmas von letzterem.

Bei Vorhandensein von Essigsäure in dem Fixierungsmittel (z. B. Pikrinessigsäure) quillt das Stäbchen, die Alveolen in seinem Innern werden vergrößert, sie fließen oft zu großen Vacuolen zusammen. Quellung der Grenzschicht und Schrumpfung des Inhalts habe ich bei Anwendung von Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure beobachtet (Fig. 36).

Bei der Färbung aller dieser Kunstprodukte erhält man die mannigfaltigsten Bilder, ein- und vielkernige Zellen können dabei vorgetäuscht werden, doch verlohnt es sich nicht der Mühe, diese zahlreiche Monstrositäten zu beschreiben. Strukturen, von denen man an der lebenden Zelle gar nichts wahrnimmt, sind meines Erachtens gerade bei so kleinen Organismen sehr skeptisch zu betrachten. Ich habe bei meinen Protozoenstudien schon oft betont, daß das Studium der lebenden Zelle soviel zeigt, daß man es als sicherstes Kriterium der Konservierungsprodukte verwenden kann. Man muß nur Differenzen im lebenden Protoplasma sehen lernen.

Degenerations- und Absterbeerscheinungen.

In 2 bis 3 Tage alten Kulturen, in denen die Sporenbildung bereits lebhaft im Gang ist, treten häufig ganz abweichende Stadien der Stäbchen auf. In manchen Fällen habe ich diese als Involutions- oder Degenerationsformen gedeuteten Gebilde auch schon am ersten Tage der Kultur vereinzelt auftreten sehen. Ähnlich wie die Sporen bildenden Stäbchen sammeln sich diese Stadien auf der Oberfläche des Kulturtropfens an und verlieren ihre Beweglichkeit. Die Gestalt dieser abnormen Stäbchen wird bedeutend verändert; man findet die mannigfaltigsten Deformationen, wie Fig. 13—20 zeigen können; ich hätte diese Figuren der Mißbildungen noch bedeutend vermehren können. Man findet da keulenförmig und spindelförmig angeschwollene Stäbchen, Neigung zur Buckelbildung, Ansätze von Verästelung, Krümmungen usw. Auch der Inhalt der Zellen, die stark vergrößert sein können, ist oft deutlich verändert. Meist sind die Alveolen vergrößert oder sogar zu großen Lacunen zusammengeflossen (Fig. 14, 15). Alle diese Formen scheinen schließlich zugrunde zu gehen, indem sie zerfallen. Fig. 21 stellt ein solches Stäbchen in der Auflösung dar. Rechts ist die grobalveoläre Struktur noch zu erkennen, während das linke Ende sich bereits in einzelne isolierte Kugeln von verschiedener Größe aufgelöst hat. Ähnliche Erscheinungen sind schon bei verschiedenen Bakterien beobachtet worden (cf. Migula, System der Bakterien I. S. 52) und als Degeneration gedeutet. Die Auflösung in Kugeln hat Zettnow[1]) besonders schön bei Spirillen dargestellt.

Über die Ursachen dieser Degeneration habe ich nichts ermittelt. Da neben diesen Abnormitäten in den Kulturen die Mehrzahl der Stäbchen normal war, ist es mir nicht wahrscheinlich, daß nur ein ungünstiger Nährboden die Ursache sei, wie Migula zur Erklärung dieser Erscheinung bei anderen Formen annimmt.

---

[1]) cf. Zentralbl. f. Bakteriologie, I. Abt., Bd. 19, 1896, S. 177.

Die Ansätze zur Zweigbildung (Fig. 18, 19), die mit der einfachen Buckelbildung durch allerlei Übergänge verbunden sind, gehen hier nicht so weit, wie es z. B. A. Meyer[1]) bei Bazillen und Bakterien beobachtet hat; auch ist die Erscheinung bei meinem Objekt ohne Zweifel nur eine Degenerationserscheinung und daher wohl nicht mit dem zu vergleichen, was Meyer bei seinen Kulturen fand. Eine Weiterentwicklung ist bei meinen Formen nicht mehr zu erzielen, auch nicht wenn man sie in frische Nährlösung bringt. A. Meyer kam zu dem Resultat, daß innere Gründe die Zweigbildung veranlassen und spricht die Idee aus, daß die Bakterien die Fähigkeit der Verzweigung von ihren Vorfahren ererbt haben, leitet also die Bakterien von Pilzen mit verzweigtem Mycel ab, eine Vorstellung, die viel Verlockendes enthält. In meiner Mitteilung über den Bacillus bütschlii habe ich auch ähnliches angedeutet. Die dort geschilderten komplizierten Vorgänge bei der Sporenbildung führten mich auch zu der Vorstellung, daß darin noch Reste einer von den Vorfahren ererbten, aber zum Teil durch parasitische oder saprophytische Anpassung unterdrückten höheren Organisation stecken könnten, daß die Einfachheit der Organisation und der Fortpflanzung der Bakterienzellen durch Rückbildung herbeigeführt sein könne, eine Idee, die auch durch die neuesten Entdeckungen der Hefeforschung (cf. das Referat von Jahn in diesem Heft S. 330) eine Stütze erhalten kann. Freilich sprechen gegen diese Vorstellungen die neueren physiologischen Entdeckungen der Bakteriologie, die sich besonders an den Namen Winogradskys knüpfen. Ob aber die Fähigkeit, aus anorganischem Material Organisches zu bilden, die ja bei phylogenetischen Spekulationen für die primäre Stellung dieser Organismen ins Gewicht fallen könnte, vielen Bakterien zukommt, muß erst die Zukunft lehren. Ferner ist es denkbar, daß die als Bakterien zusammengefaßten Lebewesen polyphyletischen Ursprungs sind und in ihrem jetzigen Bestande primitive und rückgebildete Formen enthalten.

Die Teilung im vegetativen Zustande.

Die Vermehrung des Bacillus sporonema erfolgt durch Zweiteilung. Das in die Länge gewachsene Stäbchen teilt sich quer.

Die Teilstücke sind meist gleich, so daß die Teilungsebene in der Mitte der Zelle auftritt. Nur selten ist eine kleine Verschiedenheit in der Länge der Tochterzellen wahrzunehmen. Während bei Bacillus bütschlii der Teilungsprozeß mit einer Plasmaverdichtung an der Stelle der späteren Scheidewand begann, ist bei dieser Form nichts derartiges zu bemerken; keinerlei Strukturveränderungen im Innern des Plasmas deuten auf die beginnende Teilung hin. Man bemerkt nur eine ringförmige Einschnürung der scharfen Grenzlinie der Zelle (Fig. 10—12). Es schien mir, als ob hier die Zellgrenze zuerst ring- oder wulstartig verdickt wurde. Hierfür spricht auch, daß diese Stelle an den gefärbten Präparaten (Eisenhämatoxylin) den Farbstoff leichter aufnimmt und länger behält (Fig. 38—40, 41, 42). Doch ist das Objekt zu klein, um weitere Details mit Sicherheit festzustellen. Nur möchte ich betonen, daß weder an den lebenden noch an den gefärbten Stäbchen irgend eine Andeutung einer Scheidewand im Innern des Körpers wahrzunehmen war; die Teilung macht den Eindruck einer Durchschnürung; hierfür spricht auch die Gestalt der neuen Pole der Tochterzellen, die nicht gerade abgestutzt, sondern halbkuglig abgerundet sind. Fig. 40 zeigt zwischen den beiden neuen Polen ein kleines dunkler tingiertes Verbindungsstück, dieses habe ich nur in ganz seltenen Fällen so deutlich gesehen.

[1]) cf. Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. I, Bd. 30, S. 49.

Die Teilung erfolgt hiernach in ganz anderer Weise als beim Bacillus bütschlii. Abweichungen von dem geschilderten Modus habe ich nicht gefunden, die jungen, schlanken, wenig granulierten Zellen teilen sich in derselben Weise wie die älteren, dickeren und stark granulierten (Fig. 10 bis 12, 41, 42). Der ganze Vorgang nimmt recht verschiedene Zeiträume in Anspruch; von dem Auftreten der Ringfurche bis zur Trennung der Tochterzellen kann eine Zeit von 20 Minuten bis 4—5 Stunden vergehen; im allgemeinen schien mir die Teilung der dickeren Stäbchen (Fig. 41 u. 42) langsamer vor sich zu gehen als die der dünneren.

Kettenbildung infolge Zusammenbleiben der Tochterzellen wurde nicht beobachtet.

Die hier geschilderte Art der Teilung erinnerte mich am meisten an die Vorgänge, die Bütschli früher bei Chromatium[1]) und neuerdings bei einer Nostocacee[2]) beobachtet hat. Er sagt: „Die erste Teilung des Zellkörpers zeigt sich als eine schwache Einbuchtung der Mittelregion der Zelle; darauf tritt in der Mitte dieser Einbuchtung ein sich stark färbender zarter Ring an der Zellwand auf, der mit der weitergehenden Einschnürung sich allmählich verengert.“ Bütschli hält den Ring für den sich neu bildenden Teil der Membran. Eine Scheidewandbildung im Innern des Plasmas, wie bei Bacillus bütschlii, findet aber auch hier nicht statt. Außer diesen zwei Typen der Zellteilung, Scheidewandbildung, die im Plasma beginnt, und ringförmige Durchschnürung, die an der Membran beginnt, scheinen noch andere Modifikationen des Teilungsvorganges bei den Bakterien verwirklicht zu sein. Die von Migula[3]) bei Bacillus oxalaticus genau geschilderte Teilung scheint eine Mittelstufe zwischen den beiden erwähnten Modis einzunehmen. Hier bildet sich zunächst, anscheinend unter der Membran, eine ringförmige Plasmaanhäufung oder Verdichtung, welche dann schnell nach dem Innern zu wächst und schließlich als Scheibe die hier den zentralen Teil der Zelle einnehmende Vacuole in zwei Hälften teilt. Nach Ausbildung dieser intrazellulären plasmatischen Scheidewand dringen dann in letztere von der Membran her hellere Vorspünge ein, welche Migula als eine ringförmige Neubildung von Membran deutet; diese Vorsprünge rücken allmählich weiter in das Innere der Zelle vor, bis sie im Zentrum zusammenschließen und die neue Scheidewand zwischen den beiden Zellen darstellen.

Erwähnt sei hier noch, daß es auch Formen gibt, bei denen man gar keine Differenzierung, weder in der Membran noch im Plasma, während der Durchschnürung wahrnimmt; eine solche Form ist das große Achromatium oxaliferum Schewiakoff, bei der die Teilung wie bei einer Amoebe oder einem Flagellaten durch einfache Zerdehnung erfolgt[4]), nur daß der Vorgang sehr viel langsamer von statten geht.

Die Sporenbildung.

In den aus Dauersporen gewonnenen Kulturen im hängenden Tropfen begann die Sporenbildung bei der größeren Zahl der Stäbchen erst am Ende des dritten Tages. Einzelne können damit schon früher beginnen, so habe ich sogar schon am ersten Tage einzelne neue Sporen

---

[1]) cf. O. Bütschli, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. Tafel. Fig. 1 *c*—*h*; idem, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896. Taf. III, Fig. 3.

[2]) cf. O. Bütschli, Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Archiv f. Protistenkunde Bd. I, S. 48; Fig. 1 *c* und *d*.

[3]) cf. W. Migula, System der Bakterien. Jena 1897. Bd. I, S. 141.

[4]) cf. W. Schewiakoff, Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süßwassers, in: Verhandl. d. naturh.-mediz. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. V. 1893. S. 44, Taf. II.

beobachtet. Am Ende des fünften und sechsten Tages hatten fast alle Stäbchen sporuliert, es fanden sich in der Kultur nur vereinzelte bewegliche Stadien neben mehr oder weniger zahlreichen Involutionsformen, die überhaupt nicht zur Sporenbildung fähig sind und zugrunde gehen.

Vor Beginn der Sporenbildung hört die Bewegungsfähigkeit der Bazillen auf; sie sammeln sich auf der Oberfläche des Tropfens an der Luft an. Bei Luftabschluß im gewöhnlichen mit Vaseline verschlossenen Präparat tritt die Sporenbildung nicht ein, die Bazillen sterben hier bald ab.

Diese Eigentümlichkeit des Bacillus sporonema dürfte sich durch seine Anpassung an das Leben in der Brandungszone des Meeres erklären; er lebt zusammen mit Labyrinthula macrocystis, die auch eine echte Brandungsform ist und die Grenzzone zwischen Ebbe und Flut bevorzugt. Formen, die hier leben, müssen oft trocken werden (bei Ebbe), müssen also an den vorübergehenden Aufenthalt in der Luft angepaßt sein.

Die Sporenbildung wurde nur bei den dicken, körnchenreichen Stäbchen beobachtet (Fig. 43). Als Vorspiel zur Sporulation beobachtet man regelmäßig einen Teilungsversuch (Fig. 44). Man bemerkt eine deutliche Einschnürung in der Mitte, aber entsprechend der vegetativen Teilung keine Scheidewandbildung; die Durchschnürung wird jedoch nicht ausgeführt, sondern nach 3—4 Stunden tritt in der durch die Einschnürung angedeuteten Teilungsebene ein anfangs kleines, allmählich größer werdendes Kügelchen auf (Fig. 45). Dasselbe besitzt schwächeres Lichtbrechungsvermögen als die Granulationen im Plasma und macht anfangs den Eindruck einer Vacuole. Im fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparat nimmt es aber ganz dunkle Färbung an und behält diese auch noch, wenn man aus dem ganzen Plasma den Farbstoff auszieht.

Irgendwelche Verlagerungen im Plasma habe ich vor dem Auftreten dieses Gebildes nicht beobachtet, obwohl ich im Hinblick auf die Strömungserscheinungen bei Bacillus bütschlii besonders aufmerksam danach gesucht habe. Erst während des weiteren Wachstums dieses sich zur Spore entwickelnden Gebildes treten allmählich Veränderungen der Zelle ein. Sie bestehen in einem Abblassen der stark lichtbrechenden Körnchen bis zu ihrem vollständigen Schwund, und zwar schreitet dieser Prozeß von den Polen des Stäbchens nach der Mitte fort (Fig. 46—48, 54—56). Das in Fig. 45 gezeichnete Stäbchen hatte in einer Stunde den in Fig. 46 gezeichneten Zustand erreicht, nach drei weiteren Stunden war die Abblassung der Pole noch deutlicher, und die Sporenanlage bedeutend größer. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen im Innern, bei denen ich auch keinerlei Lageveränderungen von Körnchen wahrnehmen konnte, wird die Gestalt des Stäbchens verändert. Die Sporenanlage fängt an die Zelle bauchig aufzutreiben (Fig. 47); da diese Auftreibung gerade an der Einschnürungsstelle beginnt, wird diese gewissermaßen halbiert und nach beiden Polen verschoben. Wir bemerken in Fig. 47 bereits zwei Einschnürungen zu beiden Seiten der Sporenanlage. Diese Einschnürungen werden allmählich tiefer, während die Pole des Stäbchens sich spitzer ausziehen (Fig. 47). So entsteht ein spindelförmiger Körper mit drei Aufbauchungen, die durch zwei Einschnürungen getrennt sind.

Im Laufe der nächsten Stunden wachsen die beiden polaren Spindelhälften in entgegengesetzter Richtung zu langen Fäden oder Stäbchen aus, indem sie mit der Verlängerung entsprechend dünner werden (Fig. 48, 49). Die Sporenanlage schwillt immer mehr an, die Granulierung der Zelle verschwindet; die anfangs deutliche alveoläre Struktur der Spindelenden wird undeutlicher.

Die Sporenanlage wird während des Anwachsens der Spindel allmählich stärker lichtbrechend und schärfer begrenzt. Man bemerkt schließlich auf ihrer Oberfläche eine scharfe,

dunkle Grenzlinie (Fig. 49), die an gefärbten Präparaten (Eisenhämatoxylin) durch einen Saum von dem ganz schwarz gefärbten Sporeninhalt getrennt erscheint (Fig. 59).

Die fertige Spore (Fig. 50) besitzt so starkes Lichtbrechungsvermögen, daß sie keinerlei Details erkennen läßt. Man kann eine Unterscheidung von Membran und Inhalt nicht mehr wahrnehmen. Im gefärbten Präparat bleibt jetzt die Spore ganz ungefärbt, selbst wenn man nach langem Beizen und Färben mit Eisenhämatoxylin die übrigen Bestandteile des Stäbchens tiefschwarz gefärbt hat (Fig. 60). Während des ganzen Vorgangs der Sporenbildung habe ich hiernach innerhalb der Sporenanlage keinerlei Differenzierung wahrnehmen können. Sie blieb vom Moment ihres Auftauchens während des ganzen Wachstums homogen.

Dieses Resultat steht in direktem Gegensatz zu meinen Beobachtungen am Bacillus bütschlii. Ich habe die Überzeugung, daß nicht nur die Kleinheit des Objekts etwa die Ursache dafür ist, daß man bei Bacillus sporonema keine Strukturen in der Spore wahrnimmt; Körnchen müßte man in einem 2 μ und mehr besitzenden Gebilde wahrnehmen können, wenn sie vorhanden wären. In dem Abschnitt über die Deutung der Beobachtungen werde ich die Ansicht, die ich mir über diese Sporulation gebildet habe, auseinandersetzen.

Besonders bemerkenswert ist die Bildung der langen Polfäden. Da meist zahlreiche Bazillen sporulieren, entstehen große mehr oder weniger dichte Filzwerke von Sporen auf der Oberfläche des Wassers (Fig. 61), indem die langen Fäden in chaotischer Weise miteinander verflochten werden. Ähnliches ist mir bei anderen Bakterien nicht bekannt geworden. Ich fasse diese Fadenbildung als eine Anpassungserscheinung an das Leben in der Brandungszone auf. Die Fäden können zur Verankerung und Befestigung auf der Unterlage dienen; beim Abfließen des Wassers während der Ebbe werden die langen Fäden sich zwischen Fremdkörpern fangen und haften bleiben. Sie werden so leichter bei Ansturm der Flut wieder unter Wasser gelangen. Zugleich kann aber diese Fadenbildung auch als Mittel zur Ausbreitung der Art dienen. Diejenigen Sporen, die nicht verankert werden, können, weil sie infolge der langen Anhänge schwimmfähig sind, mit dem abströmenden Wasser mitgeführt und mit der Flut an andere Stellen des Ufers geschleudert werden, dort zur Verankerung gelangen, unter Wasser kommen, auskeimen und sich vermehren.

Zusammen mit der Labyrinthula fand ich in derselben Zone häufig ein kleines Bacterium, das unbeweglich ist und keine Endosporen bildet; dieser Organismus ist ebenfalls vorzüglich an die Brandungszone angepaßt, erreicht aber die Verankerung, den Schutz gegen Austrocknung und die Schwimmfähigkeit durch ein ganz anderes Mittel als unser Bacillus, nämlich durch Ausbildung einer enorm dicken, klebrigen Gallerthülle.

Abgesehen von der Bildung der Polfäden bei Bacillus sporonema, die eine Besonderheit dieser Form darstellen, weicht auch die Bildung der Sporenanlage von den bei anderen Arten beobachteten Vorgängen ab. Meist ist nämlich die junge Sporenanlage stärker lichtbrechend als der übrige Zellinhalt, während sie hier anfangs schwächer lichtbrechend erscheint als die Granulationen des Plasmas, und erst allmählich stärkeres Lichtbrechungsvermögen erhält. Während bei Bacillus bütschlii die Sporenanlage durch Zusammentreten von stärker lichtbrechenden Körnchen gebildet wurde, taucht sie bei Bacillus sporonema als einheitliches schwach lichtbrechendes winziges Körnchen auf, das dann sich ganz allmählich vergrößert, ohne irgend welche Struktur erkennen zu lassen. Hierin stimmt diese Form bis auf das schwache Lichtbrechungsvermögen des Körnchens mit anderen Bakterien überein. Bei Bacillus subtilis z. B. tritt nach Prazmowski und Brefeld (cit. nach Migula, System der Bakterien I, S. 182) unter den anfangs gleichartigen Körnchen des Plasmas eins auf, welches allmählich unter Erhöhung des Licht-

brechungsvermögens an Größe zunimmt und zur Sporenanlage wird, während die Körnelung des übrigen Plasmas schwächer wird und zuletzt ganz verschwindet.

Die Keimung der Sporen.

Bringt man Sporen des Bacillus sporonema, die an der Luft getrocknet waren, in Meerwasser oder in die von mir verwendete Nährlösung, so kann man bei den meisten die Auskeimung beobachten. Das Austrocknen scheint aber notwendig zu sein, denn nasse Sporen keimten niemals aus, auch wenn sie in neue Nährlösung gebracht wurden. Da ich 1896/97 nur wenig Zeit für die gelegentlichen Beobachtungen an diesem Bacillus übrig hatte, konnte ich keine umfangreichen Experimente über die Auskeimungsbedingungen anstellen, ich konnte nur den Auskeimungsprozeß wiederholt am lebenden Objekt in der feuchten Kammer beobachten, glaube aber, daß diese Form ein dankbares Objekt für die experimentelle Untersuchung der Auskeimungsbedingungen sein würde.

Die trockene Spore schwillt, wenn man sie in Meerwasser oder Nährlösung bringt, zunächst bedeutend an und kann das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe erreichen. Fig. 63 stellt die in Fig. 62 abgebildete trockene Spore nach dreistündigem Aufenthalt in Meerwasser dar. Mit der Quellung nimmt das Lichtbrechungsvermögen der Spore bedeutend ab, doch habe ich auch jetzt keinerlei Strukturen an derselben wahrnehmen können, nicht einmal die Abgrenzung der Membran als doppelt konturierte Linie war sehr deutlich.

Dann trat plötzlich, so schnell, daß man es nicht beobachten konnte, im Äquator der eiförmigen Spore der Keimling als kleiner, blasser Buckel hervor (Fig. 64); gleichzeitig wurde im Äquator eine feine Rißlinie, die mir zuweilen schon kurz vorher angedeutet zu sein schien, deutlich (Fig. 64), sie erweiterte sich während des weiteren Hervortretens des Stäbchens zu einem deutlichen Spalt (Fig. 65, 66). Im Innern der Sporenhülle konnte ich keine Strukturveränderung bemerken, die Konturen des austretenden Stäbchens ließen sich stets nur bis zur Hülle verfolgen. Das Lichtbrechungsvermögen der Hülle allein ist so stark, daß man die schwächer lichtbrechenden Gebilde in ihrem Innern nicht wahrnehmen kann. Das Austreten des Stäbchens dauerte nur 30—45 Minuten: ich hatte den Eindruck, daß es gar nicht auswächst, sondern nur langsam ausschlüpft, nachdem es schon während der Quellung der Spore seine richtige Größe erhalten hatte. Nachdem es ganz den Spalt der Sporenhülle verlassen hatte, trat aus demselben eine sehr zarte, schwach lichtbrechende flockige Masse aus (Fig. 66, 67), die mit kleinsten Körnchen durchsetzt schien. Diese Masse löste sich bald im Wasser. Erst etwa eine Stunde nach dem Ausschlüpfen begann das Stäbchen eine zitternde Bewegung zu zeigen, die von Pausen unterbrochen war, bis es dann plötzlich sich vorwärts bewegte. Die leere Sporenhülle blieb noch etwa 24 Stunden deutlich erhalten, blaßte immer mehr ab, ohne ihre Gestalt wesentlich zu ändern, und verschwand dann allmählich, indem sie nur die Sporenfäden zurückließ, die erst mehrere Tage später blasser wurden und schließlich auch sich auflösten.

Während die Zeiträume des Quellungsprozesses recht verschieden lang sein können (etwa 3—12 Stunden), erfolgte das Auskeimen des Stäbchens selbst stets in 30—45 Minuten.

Das junge Stäbchen ist sehr blaß und im Leben stets frei von Granulationen, nur einige hellere Alveolen sind in demselben mit Mühe zu erkennen (Fig. 66). Das fixierte und mit Eisenhämatoxylin gefärbte Präparat dieser Stadien läßt stets einige dunkler tingierte Granula zwischen den blassen Alveolen erkennen.

Die hier geschilderte Art der Sporenkeimung weicht von den mir aus der Literatur bekannten Arten vor allem dadurch ab, daß das Austreten des Keimlings sehr schnell erfolgt.

Von den drei Arten der Keimung, die Migula in seinem Handbuch (l. c. S. 192) schildert, kommt die dritte meiner Form am nächsten.

Als Beispiel für diese, durch einen äquatorialen Riß der Sporenhülle charakterisierte Art der Auskeimung führt Migula die von Prazmowski und Brefeld am genauesten untersuchte Keimung des Bacillus subtilis an. Ebenso wie bei meiner Form beginnt hier der Prozeß damit, daß die längliche, stark lichtbrechende Spore sich bedeutend vergrößert unter Abnahme des Lichtbrechungsvermögens. Die dann auftretende Verdunkelung der Pole, während der Äquator heller wird, habe ich bei meiner Form nicht beobachtet. Wenn überhaupt der äquatoriale Riß schon vor dem Austreten des Keimlings wahrnehmbar war, so stellte er nicht eine helle, sondern eine dunklere, äußerst zarte Linie dar.

Deutung der Befunde.

Der hier kurz geschilderte Organismus stimmt in seinen vegetativen Stadien und in seiner Vermehrung durch Teilung mit ähnlichen bekannten Bakterien in allen wesentlichen Punkten so gut überein, daß seine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe wohl nicht in Frage gestellt werden kann. Begeißelung, Körnelung des Protoplasmas, Gröberwerden der Granulationen beim Wachstum, alveoläre Strukturen des Zellinhalts, Teilung durch einfache Durchschnürung sind in Übereinstimmung mit den Beobachtungen anderer Forscher an Bakterien zu finden. Abweichend und besonders interessant erscheint mir nur die Art der Sporenbildung, bei der wie beim Bacillus bütschlii wiederum als Vorspiel ein Teilungsversuch beobachtet wurde.

Meine subjektiven Vorstellungen über den Bau des Bacillus sporonema entsprechen denjenigen, welche ich bei der Deutung meiner Befunde bei Bacillus bütschlii ausgesprochen habe. Ich halte die Struktur des Plasmas der vegetativen Zelle wie dort für eine alveoläre im Sinne Bütschlis. Das Plasma stellt eine Emulsion von verschiedenen, mehr oder weniger flüssigen Substanzen dar, bei der schwächer lichtbrechende, also wohl dünnflüssigere, in Tröpfchenform in stärker lichtbrechendem, zäher flüssigem Medium suspendiert sind.

Die Kernsubstanzen, welche bei den Zellen der höheren Organismen, mit plasmatischen Bildungen ein morphologisch differenziertes Gebilde, den Zellkern bilden, sind hier nicht (nicht mehr oder noch nicht?) in dieser Weise morphologisch differenziert, sondern diffus durch das Plasma verteilt, selbst bei der Sporenbildung kommt es hier nicht, wie bei Bacillus bütschlii, zu der morphologischen Sonderung eines dem Zellkern der höheren Zellen ähnlichen Zellbestandteiles. Ich vermute, daß diese Form gegenüber dem Bacillus bütschlii noch auf eine niedrigere Stufe der Organisation gesunken ist (oder stehen geblieben ist?) und keinen Zellkern während der ganzen Entwicklung besitzt.

Zu der Vorstellung eines Herabsinkens von höherer zu niederer Organisation bestimmt mich der Teilungsversuch vor der Sporenbildung, den ich mir leichter erklären kann als den Rest eines Kopulationsvorganges, der sich bei den Vorfahren zwischen Schwesterzellen abspielte und zur Ausbildung einer Zygote führte. Die Vorgänge vor der Sporenbildung bei Bacillus bütschlii und Bacillus sporonema stellen nach meiner Auffassung zwei Etappen auf dem Wege dar, der von der Kopulation wie bei Hefen und anderen Pilzen (Basidiobolus) zum vollständigen Verlust der Befruchtung wie bei den meisten bekannten Bakterien führte.

Zur Begründung meiner morphologischen Auffassung der Sporenanlage des Bacillus bütschlii als Zellkern möchte ich noch einige Worte zu meinen Auseinandersetzungen in der ersten Mitteilung hinzufügen. Der Kritiker dieser Arbeit, Arthur Meyer, hat meinen Aus-

führungen entnommen, daß ich die Körnchen in den Knotenpunkten der Plasmaalveolen im vegetativen Zustande für Kernsubstanzen halte, weil ich die später durch Zusammengruppierung von ähnlichen Körnchen entstehende Sporenanlage für einen Zellkern erklärte. Dies ist nicht meine Ansicht. Ich habe weder bei Bacillus bütschlii noch bei Bacillus sporonema irgendwelche Behauptungen über die chemische Natur der Granulationen in der Zelle aufgestellt, vielmehr ausdrücklich betont, daß sich die Körnchen gegen Farbstoffe verschieden verhalten und meinen Standpunkt gegenüber dem mikrochemischen Nachweis von Kernsubstanzen genau präzisiert (S. 317) indem ich sagte: „Ich stehe bezüglich des färberischen Nachweises von Kernsubstanzen auf dem Standpunkt A. Fischers und habe die Überzeugung, daß die Färbbarkeit des sog. Chromatin nicht ein chemischer sondern ein physikalischer Vorgang ist“ . . . und „meines Erachtens ist das einzige sichere Kriterium des Zellkerns das morphologische“.

Ich erkläre also jetzt nochmals ausdrücklich, daß ich es für möglich halte, daß die Körnchen in den Knotenpunkten der Alveolen ganz verschiedene chemische Produkte sind; es mögen darunter Reservestoffe wie Fett, Volutanskugeln, Glykogentropfen usw. und auch Kernsubstanzen sein; daß ein Teil derselben Reservestoffe darstellt, wird sogar durch die allmähliche Anhäufung während des vegetativen Lebens nicht unwahrscheinlich, aber auch geformte Produkte der regressiven Metamorphose können darunter sein. Mit diesen chemischen Fragen hatte meine rein morphologische Betrachtungsweise gar nichts zu tun. Über den Aggregatzustand der Kernsubstanzen im vegetativen Zustande, ob sie als Körnchen auftreten oder gelöst und diffus verteilt sind, vermochte ich auch nichts auszusagen, weil ich eine chemische Reaktion für dieselben nicht anerkennen konnte.

Wenn ich die Coccidien der Protozoen zum Vergleich heranzog, so geschah dies nur um darauf hinzuweisen, daß wir dort auch kernlose Stadien kennen; ich will also die Chromidien nicht mit den Körnchen des vegetativen Bazillenstadiums homologisieren.

Auch bei den Studien über die Chromidien der Protozoen sind für mich nur morphologische Erwägungen leitend. Ich benutze die Färbungen um mir Strukturen deutlicher zu machen, schließe aber nicht aus gleicher oder ungleicher Färbbarkeit auf Zugehörigkeit oder Nichtzugehörigkeit zu Kernsubstanzen. Wenn ich finde, daß ein echter, morphologisch differenzierter Zellkern (wie bei Foraminiferen) sich in kleine Brocken auflöst, so spreche ich diese als Kernbestandteile an, weil ich ihre Entstehung aus dem Zellkern verfolgt habe, aber nicht weil ich mir diese Gebilde durch dieselbe Färbung wie den Kern deutlicher machen kann; ganz ohne Färbung sieht man diese Dinge auch. Wenn ich umgekehrt sehe, daß gewisse im Plasma unregelmäßig verteilte, durch ihr optisches und färberisches Verhalten von ersterem unterscheidbare Gebilde zu einem morphologisch scharf differenzierten Körper zusammentreten, der alle Eigenschaften eines echten Zellkerns besitzt, so erkläre ich die den Kern aufbauenden Gebilde für Kernsubstanzen.

Wenn ich bei Bacillus bütschlii die junge Sporenanlage durch Zusammengruppierung aus Körnchen entstehen sah und die Ähnlichkeit dieser Anlage mit einem Zellkern mich veranlaßt, diese Körner für Kernsubstanzen zu halten, so ist hierfür nicht das färberische Verhalten maßgebend, sondern nur das morphologische. Ich habe nicht behauptet, daß die Körnchen in den Knotenpunkten der Alveolen des vegetativen Stadiums, die des Körnerbandes und die der Sporenanlage von der gleichen Substanz gebildet werden. Die ersteren können sehr wohl Reservestoffe sein, während im vegetativen Zustand die Kernsubstanzen ganz diffus verteilt waren, durch die Resorption der Reservestoffe können dann bei der Sporenbildung die Kernbestandteile vermehrt und als Körnchen niedergeschlagen werden. Mag man sich nun die

chemischen Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Plasmasubstanzen vorstellen, wie man wolle, sicher wissen wir nur, daß sie bestehen. Wird doch der Kern der höheren Zellen auch vom Plasma ernährt; er wächst bald mehr bald weniger im Verhältnis zu letzterem und beide geben Stoffe aneinander ab. Wenn die bei anderen Bakterien als Reservestoffe nachgewiesenen Gebilde beim Aufbau der Sporen verschwinden, so wird man doch nicht annehmen, daß die Spore nur aus verdichteten Reservestoffen besteht, sondern sie dürfte als vollständige Zelle auch Protoplasma und Kernsubstanzen enthalten. Da nun beim ganzen Entwicklungszyklus von Bacillus bütschlii nur bei der Sporenbildung eine deutliche morphologische Absonderung eines den Zellkernen ähnlichen Gebildes aus dem Protoplasma stattfand, lag nichts näher, als dieses Gebilde für einen Zellkern zu erklären, ebenso wie Bütschli bei den Formen mit Zentralkörper dieses Gebilde wegen seiner morphologischen Eigenschaften für ein Äquivalent der Zellkerne der höheren Zellen erklärt hat.

Bütschli betont, daß man die Kernnatur des Zentralkörpers sicher stellen könnte, wenn man die mitotische Vermehrung desselben nachweisen würde. Hierauf dürfte man kaum hoffen, da die Mitose durchaus nicht ein Kriterium aller Zellkerne ist. Viele Einzellige haben andere Kernvermehrungsmodi.

Die Zellforschung, die ihre Vorstellungen über das Wesen des Kerns und Protoplasmas im wesentlichen beim Studium der Metazoen und Metaphyten gewonnen hat, scheint mir einen zu scharfen Gegensatz zwischen Kern und Protoplasma konstruiert zu haben. Veranlaßt wurde sie hierzu durch die Feststellung der stereotypen morphologischen Sonderung des Kerns und Protoplasmas bei den höheren Organismen. Wie der Satz „omnis cellula e cellula“, so gilt heute bereits als sicher „omnis nucleus e nucleo“, dank den Forschungen über die Mitose des Zellkerns. Nun haben wir aber im Laufe der letzten Jahrzehnte eine große Welt von Lebewesen kennen gelernt, die Protozoen, bei denen sicher erwiesen ist, daß die Zellteilung nicht immer von jener stereotypen Mitose des Kerns begleitet wird; sondern wir kennen bereits eine große Zahl von Variationen und Übergängen von der einfachen direkten Kerndurchschnürung bis zu der kompliziertesten Mitose. Ganz anders verläuft ferner die multiple Kernvermehrung, die auch in zahlreichen Fällen sicher erwiesen ist. Lange bekannt ist außerdem der Dimorphismus der Kernverhältnisse bei den Infusorien, bei denen für den Makronucleus der Satz „nucleus e nucleo“ durchaus nicht in der Weise gilt wie bei den Metazoen. Endlich haben wir in letzter Zeit die Chromidien kennen gelernt und die jüngsten Untersuchungen lehren, daß diese Gebilde in der Tat diffus verteilte Massen von Kernsubstanzen sind, aus denen durch morphologische Differenzierung echte Zellkerne entstehen. Ich kann hier nicht auf diese Vorgänge genauer eingehen und verweise daher nur auf die neueste Literatur[1]), aus der hervorgeht, daß bei den Protozoen Kern und Protoplasma nicht immer so scharf gesonderte Gebilde zu sein brauchen, wie bei den höheren Organismen. — Diese Überlegungen haben mich zu der auseinandergesetzten Auffassung der Kernverhältnisse bei den beiden von mir studierten Bakterien geführt. Solange keine morphologische Sonderung des Kerns und Protoplasmas möglich ist, scheint es mir überflüssig darüber zu streiten, ob die Bakterienzelle einen plasmalosen Zellkern oder ein kernloses Protoplasma darstellt, da für mich Kernsubstanz und Protoplasma unzertrennliche Gebilde sind.

[1]) cf. R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv f. Protistenkunde, Bd. I, S. 1. — F. Schaudinn, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arbeiten a. d. kaiserl. Gesundheitsamt. Bd. 19. 1903. S. 547.

Erklärung der Abbildungen.

Obere Hälfte Tafel XVII.

Alle Figuren beziehen sich auf Bacillus sporonema aus dem Meerwasser bei Rovigno. Sie wurden mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates entworfen, bei Zeiß' apochromatischem Obj. homog. Immersion 2 mm und dem Kompensationsocular 18. Vergrößerung ca. 2250. Nur Fig. 61, die ein Habitusbild darstellt, ist etwas schwächer vergrößert.

Fig. 1—9. Vegetative Stadien des Stäbchens nach dem Leben, zur Demonstration der verschiedenen Länge und Dicke, sowie der Variabilität in der Anordnung der helleren Alveolen und stärker lichtbrechenden Körnchen des Protoplasmas.

Fig. 10—12. Teilung eines schlanken Stäbchens, das nur eine Alveolenreihe und wenige stärker lichtbrechende Körnchen aufweist. Nach dem Leben.

Fig. 13—20. Abnorme Stadien der Stäbchen, sog. Involutionsformen (cf. Text). Nach dem Leben.

Fig. 21. Zerfall einer Involutionsform in Körnchen. Nach dem Leben.

Fig. 22. Stäbchen mit Geißeln; Osmiumdämpfe. Trockenpräparat.

Fig. 23—31. Vegetative Stadien des Stäbchens in konserviertem Zustande. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 32—36. Kunstprodukte, die an den Stäbchen durch ungeeignete Präparation hervorgerufen wurden.

Fig. 32. Fixierung mit Alkohol absolutus; Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 33. Trockenpräparat; Alkohol-Äther-Fixierung; Romanowskische Färbung.

Fig. 34. Präparat über der Flamme getrocknet; Methylenblaufärbung.

Fig. 35. Trockenpräparat; Alkohol-Äther-Fixierung; Delafields Hämatoxylin.

Fig. 36. Pikrin-Schwelsäure-Fixierung; Pikrokarmin-Färbung.

Fig. 37. Zerquetschtes Stäbchen, dessen Inhalt herausgetreten ist. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 38—40. Drei Teilungsstadien der schmäleren, körnchenarmen Stäbchenform. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 41—42. Zwei Teilungsstadien der dickeren, körnchenreichen Stäbchenform. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 43—50. Sporenbildung, die an demselben Objekt im Leben verfolgt wurde.

Fig. 43. Körnchenreicher, dicker Bacillus, der an der Oberfläche des Wassers zur Ruhe gelangt ist.

Fig. 44. Teilungsversuch desselben; nach etwa zwei Stunden.

Fig. 45. Auftreten der blassen Sporenanlage in der Teilungsebene; nach vier Stunden.

Fig. 46. Die Sporenanlage hat sich in einer Stunde vergrößert, die Pole des Stäbchens werden heller.

Fig. 47. Dasselbe, drei Stunden später; die Sporenanlage ist noch weiter gewachsen, die Pole des Stäbchens werden spitz und beginnen in entgegengesetzter Richtung auszuwachsen.

Fig. 48. Dasselbe, zwei Stunden später; die Sporenanlage ist deutlicher begrenzt und spindelförmig vom übrigen Körper abgegliedert, die Enden des Stäbchens sind noch weiter ausgewachsen, die Körnchen sind fast verschwunden.

Fig. 49. Dasselbe, zwei Stunden später; die Sporenanlage ist stärker lichtbrechend geworden, sie scheint bereits die Sporenhülle ausgebildet zu haben.

Fig. 50. Dasselbe, zwölf Stunden später; die Spore ist nun fertig; die Enden des ursprünglichen Stäbchens sind zu langen, starren Fäden ausgewachsen.

Fig. 51—60. Eine kombinierte Reihe von konservierten Stadien der Sporenbildung, die Fig. 43—50 entspricht. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin. Die Sporenanlage färbt sich bis zu ihrer Fertigstellung tiefschwarz. In der fertigen Spore ist der Inhalt nicht färbbar.

Fig. 61. Filzwerk von Sporen auf der Oberfläche des hängenden Tropfens. Nach dem Leben.

Fig. 62—67. Auskeimung einer Spore. Nach dem Leben an demselben Objekt verfolgt.

Fig. 62. Unveränderte Spore, die auf dem Deckglas angetrocknet war.

Fig. 63. Dieselbe nach dreistündigem Aufenthalt im Meerwasser.

Fig. 64—66. Austreten des Stäbchens in der Zeit von etwa 45 Minuten.

Fig. 67. Leere Sporenkapsel, die außer dem Stäbchen noch eine fein granulierte, gallertige Masse entleert hat.

Studien über krankheitserregende Protozoen.

I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs.

Hierzu Tafel XIX und XX.

Einleitung.

Die Coccidien haben seit der Entdeckung der pathogenen Eigenschaften der Kaninchencoccidien in der menschlichen und tierischen Pathologie eine große aber unverdiente Rolle bei den Entdeckungsversuchen unbekannter Erreger von Infektionskrankheiten gespielt. Solange man nichts Genaueres von diesen Sporozoen wußte, wurden alle möglichen pathologischen Zellveränderungen, Einschlüsse, Kernfragmente, intrazelluläre Zerfallsprodukte usw. usw. als Coccidien (oder gar Gregarinen) gedeutet; so entstand die fast wertlose, umfangreiche Literatur über die Pseudococcidien[1]) der perniziösen Geschwülste und der akuten Exantheme. Alle die angeblichen Coccidien (oder wie viele Autoren sich schüchterner ausdrücken, Protozoen) der Carcinome, Sarkome, Lipome, Epitheliome, der Vaccine, Variola, des Herpes zoster, der Maul- und Klauenseuche usw. sind darauf zurückzuführen, daß die Entdecker dieser Pseudoparasiten die Biologie und Morphologie der echten Coccidien nicht studiert hatten. Die Coccidienforschung der letzten Jahre hat uns nun ein recht klares Bild von dieser Protozoengruppe geliefert (ja sie kann hinsichtlich der Biologie für die bestbekannte Sporozoengruppe gelten) und ist auch vorbildlich für die Erforschung der wichtigsten parasitären Sporozoen, der Haemosporidien geworden. Die Resultate dieser Forschungen sind in so mustergültiger Weise in zusammenfassenden Übersichten[2]), Referaten und Lehrbüchern[3]) wiedergegeben, daß ich hier nicht näher darauf einzugehen brauche.

Während die niederen Tiergruppen, besonders die Arthropoden und Mollusken, das Hauptmaterial für die neueren Coccidienforschungen lieferten, wurden die Wirbeltiere sehr vernachlässigt. Von den Stammesgenossen des Menschen, den Säugetieren vollends, kennt man eigentlich nur die Coccidien des Kaninchens und der Maus genauer und auch hier ist der Entwicklungszyklus der Parasiten nicht so vollständig bekannt, wie bei den Coccidien der niederen Tiere. Im Interesse der menschlichen Pathologie (da auch beim Menschen in einigen Fällen

[1]) cf. Labbé [99].
[2]) cf. besonders Lühe (1900).
[3]) cf. Lang (1901), Doflein (1901).

sicher Coccidien nachgewiesen sind), besonders aber als Repressalie gegen die Pseudococcidien schien mir daher das detaillierte Studium eines Säugetier-Coccidium besonders wünschenswert. Ich hege die Hoffnung, daß die unfruchtbare Coccidien-Jagd bei den perniziösen Geschwülsten ein Ende erreicht, wenn klar und deutlich die nicht mißzudeutenden pathologischen Veränderungen, die echte Coccidien auch bei den Säugetieren in den Geweben hervorrufen, vor Augen geführt werden. Die Coccidien sind so große, scharf charakterisierte, in Massen auftretende Gebilde, daß sie sofort auffallen, und die Idee, daß sie bei den Geschwülsten in irgendwelcher versteckten Form, schwer erkennbar, doch vorhanden seien, wird jeder von der Hand weisen, der nur einmal einen echten Coccidienheerd gesehen hat.

Durch Zufall entdeckte ich im Jahre 1898 bei einem Landaufenthalt in meiner ostpreußischen Heimat, daß Maulwürfe nicht selten unter starker Coccidiose leiden. Im Garten und auf den Wiesen des Gutes, auf dem ich mich zur Ferienerholung befand, hausten sehr zahlreiche Maulwürfe. Häufig beobachtete ich nun im Monat September tote Maulwürfe auf der Oberfläche ihrer Jagdhügel und traf nicht selten ganz matte Individuen, die nicht mehr die Kraft hatten, sich bei meiner Annäherung einzugraben und in der Gefangenschaft stets bald abstarben. Die Untersuchung des Darminhaltes ergab stets das Vorhandensein von zahlreichen Coccidien. Bei meinen Malariauntersuchungen benutzte ich auch Maulwürfe zur Fütterung der Anophelen und konnte auch hier in Rovigno wieder die Krankheit, die sich durch heftige Diarrhöen äußert und gewöhnlich schnell zum Tode führt, beobachten. Ein Satz junger nicht infizierter Maulwürfe bot mir Gelegenheit, die künstliche Infektion vorzunehmen und auch die Art der natürlichen Infektion zu beobachten. Nachdem ich bei den Lithobius-Coccidien (1900) die Methodik der Untersuchung ausgebildet hatte, bereitete das Studium der Maulwurf-Coccidien keine großen Schwierigkeiten; es gelang in derselben Weise wie bei Coccidium schubergi durch Verbindung der Beobachtung des lebenden Objektes mit dem Studium der Präparate den vollständigen Entwicklungszyklus der Maulwurf-Coccidien zu ermitteln. Derselbe bietet in mancher Hinsicht wichtige Abweichungen von den bisher bekannten Fortpflanzungsverhältnissen anderer Coccidien.

Das Coccidium des Maulwurfs gehört der Gattung Cyclospora Schneider an, von der bisher nur ein sehr wenig genau studierter Vertreter, Cyclospora glomericola Schneider aus dem Darm von Glomeris bekannt war. In pathologischer Hinsicht ist das Maulwurf-Coccidium von ganz besonderem Interesse, weil es ein obligater Zellkernschmarotzer ist. Ich nenne daher die neue Art Cyclospora caryolytica.

Da ich in meiner monographischen Bearbeitung des Coccidium schubergi (1900) die Literatur über die Coccidien ausführlich verarbeitet habe, werde ich mich in der folgenden Untersuchung kurz fassen können und hauptsächlich nur die Abweichungen von anderen Coccidien eingehender behandeln. Der Gang der Untersuchung war bei der Cyclospora caryolytica derselbe wie bei Coccidium schubergi; auch spielen sich viele Details der Entwicklung in derselben Weise wie dort ab, so daß ich oft auf meine frühere Untersuchung verweisen kann. Des leichteren Vergleichs wegen habe ich die Darstellung der Beobachtungen ebenso disponiert, wie früher, so daß diese Arbeit ein ergänzendes Gegenstück zu meiner älteren Untersuchung bildet.

Historisches.

Im Jahre 1870 gab Eimer in seiner bekannten Arbeit über die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere an, sein Psorospermium oviforme auch bei Talpa europaea L.

gefunden zu haben; eine genauere Beschreibung des Parasiten fehlt; es ist daher nicht möglich festzustellen, ob Eimer dieselbe Form vorgelegen hat wie mir. Leuckart ([79] S. 282) stellt die Eimersche Coccidie zu Coccidium perforans, ohne irgendwelchen Grund dafür anzugeben. Labbé ([99] S. 67) führt sie als unsichere Varietät von Coccidium perforans Leuck. auf; Diagnose: „Coccidies de petite taille, non connues entièrement“. Wirtstiere außer Talpa, Cricetus cricetus (L.) Mustela vulgaris Erxl., Cavia cobaya.

Die Gattung Cyclospora, zu der unser Parasit gehört, wurde im Jahre 1881 von Aimé Schneider ([81] S. 391) mit der einzigen Spezies: C. glomericola aufgestellt; sie ist charakterisiert durch eine Cyste mit 2 Sporocysten, die je 2 Sporozoiten enthalten. In dem älteren Coccidiensystem Légers [98], das auch ich (1900, S. 276) im wesentlichen angenommen hatte, bildet die Gattung Cyclospora mit den Gattungen Isospora (unsicher) und Diplospora die Familie der Disporocystidae. In seiner neuesten Modifikation des Coccidiensystems, die auf der Zahl der Sporozoiten begründet ist, wurde von Léger (1900a) die Gattung Cyclospora ganz abgesondert und zum alleinigen Vertreter der Gruppe „à ookyste tétrazoique“ gemacht. Außer den Dauercysten ist meines Wissens von der Gattung Cyclospora noch nichts bekannt.

Material und Untersuchungsmethoden.

Wie bereits anfangs erwähnt, findet man kranke und gestorbene Maulwürfe nicht selten außerhalb ihres Baues auf der Oberfläche der Erde; doch muß man für die Infektionsversuche und das genauere Studium der Tiere dieselben längere Zeit in der Gefangenschaft halten können und ist es da nicht ganz leicht, sich das frische Material zu verschaffen. Teils habe ich die Tiere selbst ausgegraben, teils durch Aussetzen hoher Prämien von Landarbeitern lebend erhalten. Die ersten Jungen fand ich hier in Rovigno im Mai, aber auch noch im August scheint der Maulwurf zu werfen, denn ich erhielt am 14. noch 2 ganz junge Tiere, die noch wenig Haare aufwiesen und blind waren. Das Auffinden des Jagdgebietes eines Maulwurfs ist nicht schwer, da es durch die bekannten Hügel gekennzeichnet ist; schwerer fällt es schon, von hier aus sein eigentliches Lager aufzuspüren; dasselbe ist gewöhnlich versteckt angelegt, an Baumwurzeln, Grabenrändern oder Mauern. Am leichtesten findet man die Wohnkammer auf Wiesen, indem man der sogenannten Laufröhre folgt. Wie bekannt, legt der Maulwurf von seiner Wohnung zu seinem Jagdgebiet einen von seinen übrigen Gängen durch festeren Bau unterschiedenen Kanal an, der keine Hügel aufgeworfener Erde besitzt, weil der Maulwurf die gewonnene Erde zur Verfestigung der Röhrenwände benutzt. Äußerlich erkennt man die Laufröhre daran, daß die Pflanzen über ihr verdorrt sind. In diesem unterirdischen Kanal läuft der Maulwurf drei bis vier Mal am Tage von seiner Schlafstätte zu dem Jagdgrunde und zurück. Man fängt ihn am leichtesten, wenn man einige Strohhalme von der Erdoberfläche senkrecht in die Röhre stößt und sich dann daneben ruhig auf die Lauer legt.

Aus der Bewegung der Strohhalme erkennt man die Bewegungsrichtung des Maulwurfs; lief er nach dem Bau zu, so gelingt es meist, ihn gerade bei seiner Ankunft zu überraschen und mit ein paar Spatenstichen auszuheben. Die Wohnkammer besteht aus einer fast kugligen, 10 cm weiten Höhle, die mit Moos und Gras ausgepolstert ist; hier findet man auch die Jungen (in einem Fall waren es 4, im anderen 5) die lange nackt und blind sind, sich aber mit einer Pipette mit Milch leicht füttern lassen, wenn sie nicht zu jung ausgehoben werden; am leichtesten gelingt aber die Aufzucht, wenn man die Mutter mit fängt; nur muß man derselben außerordentlich viel Nahrung geben, weil sie sonst die Jungen auffrißt.

Zur Fütterung in der Gefangenschaft benutzte ich alle möglichen Insekten, aber auch rohes Fleisch. Das bequemste Nährtier war die Assel, die man hier in Rovigno unter Steinen in ungeheueren Mengen sammeln kann. Sie benutzte ich auch bei den Infektionsversuchen. — Jeder Maulwurf muß isoliert gehalten werden, weil diese Tiere sehr kampflustig sind und der Sieger gewöhnlich den Besiegten auffrißt. Ich hielt meine Versuchstiere in gewöhnlichen, ca. $^1/_2$ cbm messenden Holzkisten, die zur Hälfte mit Erde gefüllt waren. Die Erde muß immer etwas feucht gehalten werden und darf man nicht versäumen, den Tieren eine Schale mit Wasser (bis zum Rande eingegraben) zu geben. Für die Infektionsversuche wurden die Maulwürfe ohne Erde in große Glasgefäße gebracht und ihr Kot mehrere Tage sorgfältig untersucht; fanden sich keine Coccidiencysten, so wurde das Versuchstier mit dem cystenhaltigen Kot (auf Fleisch gestrichen) infizierter Tiere gefüttert, oder ihm Asseln, die den Kot gefressen hatten, vorgesetzt; schon nach 6—8 Stunden kann man dann im Dünndarm des getöteten Versuchstieres die ersten Entwicklungsstadien der Coccidien beobachten.

Die Methodik der Untersuchung war dieselbe wie beim Studium des Coccidium schubergi; ich verweise daher nur auf das betreffende Kapitel meiner früheren Arbeit (1900, S. 207). Ebenso wie dort wurden die Entwicklungsvorgänge am lebenden Objekt verfolgt, was hier noch leichter war, weil die Entwicklung des Cyclospora noch schneller vor sich geht, als die des Coccidium; auch ist diese Art noch widerstandsfähiger als jene; auf dem geheizten Objekttisch (nach Pfeiffer) hielten sich die Coccidien 8—10 Stunden lebensfrisch und entwickelten sich in normaler Weise weiter. Besonders bequem ist bei unserer Form das Studium der Sporogonie, die sich von der Kopulation ab außerhalb des Darmes in den Faeces abspielt und leicht in der feuchten Kammer verfolgt werden kann; bei besonders heftiger Erkrankung werden sogar schon die Mikrogametocyten und Makrogameten entleert und kann man dann die Befruchtung auch in den Faeces beobachten.

Die Dauerpräparate wurden auch in derselben Weise wie bei den Lithobius-Coccidien gemacht (cf. 1900, S. 210 folgende) und dieselben Fixierungs- und Färbemittel verwendet.

Kurze Übersicht des Zeugungskreises von Cyclospora caryolytica.

(Hierzu das Schema im Texte.)

Ebenso wie bei Coccidium schubergi will ich der speziellen Schilderung der einzelnen Entwicklungsstadien zum leichteren Verständnis des Nachfolgenden eine kurze Zusammenfassung der Resultate, soweit sie sich auf den Zeugungskreis beziehen, vorausschicken. Meine Nomenklatur der Stadien, die von vielen Seiten inzwischen angenommen wurde, habe ich beibehalten.

Das jüngste Stadium der Cyclospora, welches die Infektion eines gesunden Maulwurfs bewirkt, ist der Sporozoit (Fig. I). Derselbe verläßt unter dem Einfluß der verdauenden Säfte des Wirtes die mit der Nahrung aufgenommene Cyste und dringt in die Darmepithelzellen ein. Im Gegensatz zu den meisten bisher bekannten Coccidien setzt er sich nicht im Zelleibe zur Ruhe, sondern wandert bei unserer Form stets in den Zellkern ein. Hier rundet er sich kuglig ab und beginnt unter Zerstörung des Kernes der Wirtszelle zu wachsen. Aber schon kurz nach erfolgter Infektion fangen die eingedrungenen Sporozoiten, die vorher, sowohl in den Cysten, als frei im Darmkanal, keine wahrnehmbaren Unterschiede aufwiesen, an, sich in zwei verschiedene Formenreihen zu differenzieren, die später, wie wir sehen werden, die männlichen und weiblichen Geschlechtselemente liefern, vorher sich aber durch Schizogonie, also unge-

schlechtlich, vermehren und die Autoinfektion bewirken. Bei Cyclospora caryolytica sind also die Geschlechtsformen von Anfang an unterschieden; während bei den übrigen Coccidien, soweit bekannt, erst nach der Schizogonie der geschlechtliche Dimorphismus sich bemerkbar macht (früher oder später: z. B. bei Adelea ovata nach Siedlecki nach den ersten Generationen, bei Coccidium erst sehr spät, nachdem der Wirtsorganismus schon mit Schizonten überschwemmt ist).



Die weiblichen Schizonten wollen wir zunächst besprechen (Fig. II—VII); sie wachsen sehr schnell heran, speichern keinerlei Reservestoffe im Plasma auf und zeigen daher eine grobvacuoläre Struktur (Fig. II—IV). Nachdem sie die Wirtszelle durch Zerstörung ihres Zellkerns vernichtet und ihr Wachstum vollendet haben, was bei unserer Form schon in 4—5 Stunden geschehen ist, schicken sie sich zur Schizogonie an; der Kern vermehrt sich durch dieselbe Art der primitiven Mitose, die ich bei Coccidium beschrieben habe (Fig. V). Die Tochterkerne

begeben sich an die Oberfläche der Zelle und entwickeln sich, indem sie sich mit Plasma umgeben höckerartig hervorwölben, zu langen schmalen Sichelkeimen, den weiblichen Merozoiten, unter Zurücklassung eines kleinen kugligen Restkörpers (Fig. VII).

Die sonnenblumenförmige Anordnung der Merozoiten um den Restkörper ist charakteristisch für die Schizogonie der weiblichen Schizonten. Die ♀ Merozoiten sind im Gegensatz zu den Sporozoiten länger und schlanker, der Kern liegt stets im zugespitzten hinteren Drittel und besitzt ein Karyosom, das dem Sporozoitenkern fehlt.

Die weiblichen Merozoiten dringen in andere Epithelzellkerne ein, wachsen wieder zu Schizonten heran und machen dieselbe Entwicklung durch wie ihre Mutterzellen (cf. den rücklaufenden Pfeil von Fig. VII über II—VII), dienen also zur Vermehrung des Parasiten im Wirtstier, zur Autoinfektion. Die männlichen Schizonten sind durch den Besitz von stark lichtbrechenden, pigmentartigen Körnchen ausgezeichnet, sie wachsen etwas langsamer heran als die weiblichen, gelangen aber häufig schon in jugendlichem Zustande zur Kernvermehrung. Die glänzenden Körnchen treten schon sehr früh während ihres Wachstums auf (Fig. II*a*), so daß sie schon wenige Stunden nach Verfütterung der Cysten an das Versuchstier leicht von den jungen weiblichen Schizonten zu unterscheiden sind. Die Einwirkung auf die Wirtszelle ist dieselbe, wie bei den weiblichen Schizonten. Die Kernvermehrung zur Schizogonie erfolgt auch durch dieselbe Art der primitiven Mitose wie dort (Fig. IV*a*). Die Schizogonie selbst weicht aber nicht unerheblich von der dort geschilderten ab. Die auf der Oberfläche der Zelle angeordneten Kerne (Fig. V*a*) wölben nicht das Plasma buckelartig hervor, sondern sie umgeben sich mit hellen Höfen, die gegeneinander durch körnerreiche, polygonale Streifen abgegrenzt sind; letztere dringen allmählich in die Tiefe der Zelle vor und zerlegen den ganzen Zellkörper in soviel Segmente, als Kerne vorhanden sind; ein Restkörper bleibt nicht übrig. Die auswandernden männlichen Merozoite erhalten von den für die männlichen Schizonten charakteristischen Pigmentkörnchen stets einige mit und sind hierdurch, sowie durch ihre plumpe, gedrungene Gestalt (Fig. VII*a*) nicht nur von den Sporozoiten, sondern auch von den weiblichen Merozoiten leicht zu unterscheiden (cf. Fig. VII*a*, I und VII). Sie wandern ebenso wie die weiblichen Merozoiten in andere Zellkerne ein und machen denselben Entwicklungsgang durch wie ihre Mutterzellen, dienen also auch zur Autoinfektion.

Nachdem die weiblichen und männlichen Parasiten sich zahlreiche Generationen hindurch auf dem ungeschlechtlichen Wege der Schizogonie vermehrt haben und den größeren Teil des Dünndarms des Maulwurfs überschwemmt (hierbei schreitet die Infektion von Duodenum in 3—4 Tagen bis zum Dickdarm fort), hört bei unserer Form ziemlich plötzlich die ungeschlechtliche Fortpflanzung auf und es beginnt gleichzeitig die Differenzierung der Geschlechtszellen. Dieser Wechsel ist so plötzlich, daß man vom 5.—7. Tage der Infektion fast nur noch die Geschlechtsprodukte, aber in ungeheuren Massen, im Darm vorfindet. (Höhe der Infektion, oft Tod des Wirtstiers; wird die Krisis überstanden, so tritt bald spontane Heilung ein.)

Die weiblichen Merozoiten (Fig. VII) wachsen langsamer heran und speichern in ihrem grobvacuolären Plasma grobkörnige, dotterartige Reservestoffe auf (Fig. VIII, IX). Nachdem sie ausgewachsen sind, strecken sie sich in die Länge und stellen nun die weiblichen Geschlechtszellen, die Makrogameten dar; sie fallen aus den Wirtszellen, die sie bis auf die Kernmembran und einen dünnen Plasmasaum ganz zerstört haben, heraus und bereiten sich durch einen Reifungsprozeß zur Befruchtung vor. Die Reifung erinnert hier außerordentlich an die Richtungskörperbildung der Metazoeneier. Durch zwei unmittelbar aufeinander folgende Kernteilungen (Fig. X, XI) werden von dem Zellkern 2 dem Untergang geweihte Reduktionskerne abgespalten;

dieselben werden aber nicht ausgestoßen, sondern langsam im Plasma resorbiert und sind noch nach der Befruchtung eine zeitlang deutlich wahrzunehmen.

Die männlichen Merozoiten entwickeln sich in ganz abweichender Weise zu den Mikrogametocyten, den Mutterzellen der Mikrogameten. Die glänzenden Körnchen werden resorbiert, das Plasma verliert seinen grobvacuolären Bau, wird sehr fein granuliert und nimmt große Färbbarkeit in Hämatoxylin an. Der Kern vermehrt sich in ganz anderer Weise, durch multiple Kernteilung (Fig. IX*a*); die Tochterkerne rücken an die Oberfläche, werden zu sehr kompakten, chromatinreichen Klumpen, die sich in die Länge strecken und nach Ausstoßung eines Teiles ihrer Substanz (Fig. X*a*) in die Mikrogameten verwandeln; die spindelförmigen Mikrogameten lösen sich, nachdem sie zwei Geißeln entwickelt haben, von der Oberfläche des großen zurückbleibenden Restkörpers los (Fig. XI*a*) und suchen die Makrogameten auf, um sie zu befruchten.

Der reife Makrogamet streckt den ihn umschwärmenden Mikrogameten einen Empfängnishügel entgegen, in welchen der bevorzugte, zur Befruchtung gelangende Mikrogamet eindringt und nach kurzer Zeit sich dem ihm entgegen rückenden weiblichen Kern auflagert (Fig XII, XIII). Während bei Coccidium schubergi sofort nach Eindringen des befruchtenden Mikrogameten auf der Oberfläche des Magrogameten eine dicke Cystenhülle abgeschieden wird, die anderen Mikrogameten das Eindringen verwehrt, findet die Abscheidung der Oocystenhülle bei Cyclospora caryolytica erst später statt. Daher dringen meistens außer dem befruchtenden Mikrogameten noch eine Anzahl von den umschwärmenden männlichen Elementen in die Zelle ein (etwa ebenso viele, wie bei Coccidium schubergi am Befruchtungspole auf der Cystenhülle ausgesperrt liegen bleiben und nutzlos absterben) und werden allmählich als Nährmaterial resorbiert (Fig. XII, XIII). (Daß dieses Eindringen von zahlreichen Mikrogameten einerseits von Vorteil, andererseits aber unter gewissen Vorbedingungen auch Gefahr bringend für den Organismus ist, wird in dem Abschnitt über die pathologische Degeneration der Coccidien eingehend behandelt werden.)

Schon vor der Befruchtung können die Geschlechtselemente bei heftiger Diarrhöe mit den Faeces aus dem Darmkanal des Wirtstieres entleert werden; normalerweise gelangen aber erst die Copulae kurz nach der Befruchtung, sobald sie sich durch Abscheidung einer Cystenhülle in Oocysten verwandelt haben (Fig. XIII), in die Außenwelt. Eine Weiterentwicklung der Oocyste im Darmkanal, wie sie häufig bei Coccidium schubergi und anderen Arten gefunden wird, habe ich niemals beobachtet.

In der Oocyste verschmilzt der männliche und weibliche Kern unter Bildung einer Kopulationsspindel, wie sie bei allen bisher genauer studierten Coccidien (Coccidium, Adelea, Benedenia) beobachtet wurde, gleichzeitig werden die überschüssigen Mikrogameten und die Reduktionskerne resorbiert. Das spindelförmige Synkaryon (der Kopulationskern) rundet sich ab zu einem gewöhnlichen netzförmig (vacuolär) gebauten Zellkern, im Zentrum des Sporonten. Hierauf erfolgt die Kernteilung zur Sporoblastenbildung, senkrecht zur Längsachse, auf direkte Weise (Fig. XIV) und die Teilung des Sporonten in die beiden Sporoblasten, die sich mit eigenen Cystenhüllen umgeben und dadurch zu Sporocysten werden. Der Kern jeder Sporocyste teilt sich direkt in zwei, und es differenzieren sich in jeder Sporocyste zwei Sporozoiten um einen zentralen Restkörper (Fig. XV). Die Oocyste ist hiermit reif geworden, d. h. sie kann zur Neuinfektion eines anderen Wirtstieres dienen. Wenn eine solche Oocyste in den Magen eines Maulwurfs gelangt, so quellen die Restkörper unter dem Einfluß der verdauenden Säfte auf, die Sporocysten platzen in 2 Schalen auseinander; im Dünndarm wird dann ein Loch in der Oocystenhülle gebildet und damit den Sporozoiten die Möglichkeit geboten auszukriechen

(Fig. XVI) und die Infektion der Epithelzellen zu beginnen; der hier geschilderte Zeugungskreis beginnt von neuem. Der Wechsel von Schizogonie und Sporogonie, vermittelt durch die Kopulation, ist ein echter Generationswechsel.

Spezielle Schilderung des Zeugungskreises von Cyclospora caryolytica.

1. Die Sporozoiten.

Wenn man reife Cysten von Cyclospora an einen gesunden (festgestellt durch längere Faeces-Kontrolle) Maulwurf verfüttert, so kann man die ausgeschlüpften Sporozoiten schon 4 bis 5 Stunden danach im Anfangsteil des Dünndarms frei umherschwärmend finden. Die Gestalt der Sichelkeime ist schlank, in der Ruhe nur wenig sichelförmig gekrümmt (Taf. XIX, Fig. 1). Die Länge schwankt zwischen 12—15 μ bei einer mittleren Dicke von 2—4 μ. Ihr Plasma ist sehr gleichmäßig fein alveolär gebaut; im dickeren, vorderen Teil der Sporozoiten sind die Plasmaalveolen etwas größer ($^1/_2$—1 μ) als in der dünneren, hinteren Hälfte ($^1/_4$ μ und noch kleiner), daher erscheinen die Sporozoiten im Leben sehr homogen und durchsichtig; alle größeren stark lichtbrechenden Körner und Einschlüsse fehlen, nur die kleinen Mikrosomen liegen in den Ecken zwischen den Alveolenwänden. Eine Hülle, Pellicula oder differenzierte Hautschicht ist auch bei den stärksten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen. Bei der Bewegung tritt zwar eine Längsstreifung der Oberfläche auf, doch überzeugt man sich bei starken Vergrößerungen, daß dies durch keine besondere Differenzierung eines Ektoplasmas (Myocytfibrillen) bedingt ist, sondern daß nur die oberflächlichen Alveolen des Plasmas sich in parallelen Längsreihen angeordnet haben.

Das Vorderende des Sporozoiten ist in eine kleine zitzenartige Spitze ausgezogen, die sich im Leben durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen, im Präparat durch größere Färbbarkeit vom übrigen Zellkörper abhebt (Fig. 1) und aus differenziertem, dichterem Plasma zu bestehen scheint. Sie leistet dem Parasiten gute Dienste beim Einbohren in die Wirtszellen.

Etwas vor der Mitte des Körpers liegt, die ganze Breite desselben einnehmend, der kuglige oder ellipsoidale Zellkern, der im Leben als helle, gleichmäßig fein granulierte Blase erscheint, im gefärbten Präparat ein feines gleichmäßiges Netzwerk (Alveolensystem) von Linin mit gleichartigen Chromatinkörnchen in den Knotenpunkten (Fig. 1) erkennen läßt. Ein Kernkörper oder Karyosom ist nicht nachzuweisen.

Das frühe Auftreten des geschlechtlichen Dimorphismus bei den Schizonten legte es nahe, schon bei den Sporozoiten nach Geschlechtsdifferenzen zu suchen. Trotz genauester Prüfung zahlreicher Sporozoiten in den Cysten und im Darm (in freiem Zustande) habe ich keinerlei Verschiedenheiten auffinden können, ihr Bau entsprach stets der obigen Schilderung und bot keine Variationen.

Die Bewegungen der Sporozoiten lassen sich, ebenso wie ich es bei Coccidium schubergi geschildert habe, in zwei Arten einteilen, in Gestaltsveränderungen und Vorwärtsbewegungen. Die ersteren sowohl, die Krümmungen und metabolischen Kontraktionen, wie die letzteren, die Gleitbewegungen, stimmen bei unserer Form so vollständig mit den gleichen Bewegungen bei Coccidium schubergi usw. überein, daß ich ganz auf meine ausführliche Darstellung (1900, S. 220—225) verweisen kann.

Auch das Eindringen der Sporozoiten in die Darmepithelzellen kann man auf dem geheizten Objekttisch ebensogut beobachten wie bei Lithobius; es erfolgt durch Kombination

aller drei Bewegungsarten des Sichelkeims. Der Hauptunterschied gegenüber den meisten anderen Coccidien besteht bei Cyclospora nur darin, daß er nicht im Plasma der Epithelzellen zur Ruhe kommt, sondern stets sich in den Zellkern einbohrt. Fig. 3, Taf. XIX zeigt einen Sporozoiten, der gerade zur Hälfte in den Kern eingedrungen ist; man bemerkt an seinem hinteren Ende noch die Spur des Gallertstiels als hellen Streifen, der den Weg durch den Stäbchensaum und das streifige Plasma bezeichnet. Das Kernnetz wird beim Eindringen auf der Oberfläche des Parasiten zusammengeschoben und verdichtet; lockert sich aber, wenn der Sporozoit eingedrungen ist und sich zur Ruhe gesetzt hat, wieder auf. — Eine besondere Auswahl unter den Zellen des Darmepithels scheinen die Sporozoiten nicht zu treffen, man findet sie vom Duodenum ab in allen Zellen der Schleimhaut, den Zylinderzellen, den Leukocyten, den Zellen der Krypten (selbst in solchen, die in Kernteilung begriffen waren), sogar in Bindegewebszellen der Submucosa dringen sie ein.

2. Die weiblichen Schizonten und ihre Schizogonie.

Wie bereits früher erwähnt, differenzieren sich die in den Epithelzellkernen zur Ruhe gelangten Sporozoiten schon beim Beginn ihres Wachstums in zwei verschiedene Zellsorten. Auf dem geheizten Objekttisch kann man dieses Wachstum und das Auftreten des geschlechtlichen Dimorphismus leicht beobachten, weil die Parasiten viel widerstandsfähiger sind als andere Coccidien und auch schneller wachsen. 6—8 Stunden nach der Infektion sind alle Sporozoiten zur Ruhe gelangt; sie haben sich in den Zellkernen kuglig abgerundet und beginnen zu wachsen. Schon nach einer Stunde treten die Differenzen zwischen den weiblichen und männlichen Schizonten auf. Die weiblichen Zellen, die wir zunächst betrachten wollen, sind kuglig und haben schon nach 3—4 Stunden einen Durchmesser von 10—12 μ erreicht; sie wachsen also sehr schnell, was sich auch dadurch dokumentiert, daß ihr Plasma sehr flüssigkeitsreich ist. Die alveoläre Struktur ist grob (Fig. 5, Taf. XIX) und am lebenden Objekt außerordentlich deutlich zu beobachten, die Alveolarsäume an der Oberfläche und um den Zellkern sind meist schön ausgeprägt.

Die Veränderungen, welche die Wirtszellen beim Wachstum der Parasiten erleiden, sind bei allen vier Entwicklungsreihen (♂ und ♀ Schizontenentwicklung, Mikrogametocyten- und Makrogameten-Wachstum) der Coccidien die gleichen: ich werde sie daher nur in dem Abschnitt über die Pathologie eingehend schildern, um Wiederholungen zu vermeiden. Im allgemeinen kann man sagen, daß der weibliche Schizont am genauesten den feineren Bau des Sporozoiten bewahrt oder mit anderen Worten, er wird am wenigsten differenziert. Er entspricht im Bau und in der Fortpflanzung ganz dem geschlechtslosen, undifferenzierten Schizonten von Coccidium schubergi. Ebenso wie dort werden keinerlei Reservestoffe im Plasma aufgespeichert. Alles aufgenommene Nährmaterial wird sofort zum Aufbau des Körpers verwendet, daher das schnelle Wachstum, die blasige Struktur und die Reinheit des Plasmas. Die Oberfläche des Schizonten ist nackt und nicht zu einer besonderen Hüllschicht differenziert, da die Zelle in ihrer Kernhöhle von der Wirtszelle genügenden Schutz erhält. Während des Wachstums des Schizonten erleidet auch sein Kern einige Veränderungen, es kommt wie bei Coccidium schubergi zur Ausbildung eines Karyosoms; schon bald nach dem Eindringen des Sporozoiten verdichtet sich das Chromatinnetz im Zentrum des Kerns (Fig. 4); es tritt beim weiteren Wachstum desselben das Plastin auf und bildet ebenso wie bei Coccidium schubergi durch Verschmelzung mit dem zentralen Chromatinklumpen (1900, S. 226) den als Karyosom

bezeichneten großen Kernkörper (Fig. 5), der bei schlechter Färbung meist allein den Farbstoff annimmt und die Lage des Kerns andeutet. Bei guter Färbung ist er von dem feinmaschigen Netzwerk des Linin mit den in den Knotenpunkten suspendierten staubförmigen Chromatinkörnchen umgeben (Fig. 5). Eine doppelt konturierte Kernmembran ist nicht zu erkennen, die Kerngrenze scheint nur durch eine Verdichtung des Chromatinnetzes gebildet zu werden. Im Karyosom sind, wie bei den meisten Coccidien, oft einige helle Vacuolen zu bemerken.

Das Karyosom spielt bei der Kernteilung, die zur Schizogonie führt, dieselbe Rolle, wie bei Coccidium schubergi. Ein Vergleich von Fig. 6 und 7 mit den Kernteilungsfiguren auf Tafel XIV meiner Coccidienarbeit (1900) beweist, daß die Kernvermehrung dieselben Einzelheiten bei beiden Coccidien aufweist, es ist eine direkte Kernteilung, bei der das Karyosom die Rolle eines „sog. Nucleolo-Centrosomas" (wie bei Amoeba crystalligera [Schaudinn] und Euglena [Blochmann, Keuten]) spielt und die Chromatinumordnungen schon kleine Anklänge an die Mitose zeigen. Das Auftreten eines „Zwischenkörpers" ist hier ebenso wie bei anderen Arten (Benedenia, Adelea [Siedlecki], Coccidium [Schaudinn] deutlich zu beobachten (Fig. 6).

Nachdem die Zellkerne an die Oberfläche des weiblichen Schizonten gerückt sind und sich hier gleichmäßig verteilt haben, beginnt das knospenartige Hervorwachsen der Merozoiten in radiärer Richtung (Fig. 8). Gegenüber Coccidium schubergi macht sich der Unterschied bemerkbar, daß die Anlagen der Merozoiten die Zellkerne nicht mitziehen und vom Zentrum der Zelle entfernen. Wie Fig. 9 zeigt, behalten die Zellkerne ihren ursprünglichen Abstand vom Mittelpunkt des kugligen Schizonten bei, so daß die distalen Teile der Schizonten nur aus grobvacuolärem Plasma gebildet werden. Bei Cyclospora wird auch das zentrale Plasma des Schizonten bei der Differenzierung der Merozoiten dichter und flüssigkeitsärmer, als das periphere, wahrscheinlich durch Flüssigkeitsabgabe: der dichtere Teil der Merozoiten (hinter dem Kern) ist aber viel kleiner als bei Coccidium schubergi, während der blasige, vor dem Kern gelegene Teil mehr als zwei Drittel der Länge des Merozoiten einnimmt (Fig. 9, 9*a*). Der Restkörper ist stets sehr klein, die sonnenblumenartige Anordnung der Merozoiten um denselben charakteristisch für die Schizogonie der weiblichen Schizonten. Beim Auswachsen der Merozoiten wird gewöhnlich die von der Kernmembran der Wirtszelle gebildete Höhle gesprengt und die Keime werden im Darmlumen frei. Die vom Restkörper losgelösten Merozoiten unterscheiden sich deutlich von den Sporozoiten (cf. Fig. 9*a* u. 1). Die Gestalt ist keulenförmig, der Kern liegt in der hinteren Hälfte, die sehr spitz zuläuft und fein strukturiert ist, während die andere von grobvacuolärem Plasma gebildet wird und kolbig angeschwollen erscheint; der Zellkern unterscheidet sich von dem des Sporozoiten durch den Besitz eines Karyosoms, das besonders deutlich im Leben zu erkennen ist (Fig. 9*b*). Der vordere, dicke Teil des weiblichen Merozoiten zeigt bei der Bewegung die streifige Anordnung der Plasmaalveolen so scharf und klar (Fig. 9*c*), wie ich es bisher noch nicht bei anderen Coccidien beobachtet habe. Am vorderen Ende hatte auch Léger [98a] bei Echinospora die Streifung besonders deutlich beobachtet, während ich sie bei Coccidium schubergi bisher nur am Hinterende der Keime konstatieren konnte. — Die weiblichen Merozoiten dringen in derselben Weise wie die Sporozoiten in andere Epithelzellen ein; bei der Schizogonie machen sich dieselben Unterschiede gegenüber der Schizogonie der Sporozoiten bemerkbar, wie bei Coccidium schubergi. Während die aus Sporozoiten hervorgegangenen weiblichen Schizonten erst nachdem sie vollständig herangewachsen sind, zur Vermehrung schreiten, bilden die aus weiblichen Merozoiten entstandenen weiblichen Schizonten schon frühe, in verschiedenen Wachstumsstadien die Merozoiten, was vielleicht dadurch bedingt

ist, daß sie früher zur Kernvermehrung schreiten können, weil sie von Anfang an das für die Kernteilung wichtige Gebilde, das Karyosom, besitzen, während die aus den Sporozoiten hervorgehenden Schizonten es erst bilden müssen.

3. Die männlichen Schizonten und ihre Schizogonie.

Die künstliche Infektion eines gesunden Maulwurfs bot die Gelegenheit, das erste Auftreten des geschlechtlichen Dimorphismus zu verfolgen; ein Teil der Sporozoiten entwickelt sich zu den weiblichen, ein anderer Teil zu den männlichen Schizonten, die von den ersteren leicht zu unterscheiden sind. Bald nachdem die Sporozoiten zur Ruhe gelangt sind, treten in einzelnen jungen Schizonten, die hinter den anderen etwas im Wachstum zurückblieben (während die weiblichen Schizonten nach 3—4 Stunden schon einen Durchmesser von 10—12 μ erreicht haben, sind die männlichen kaum 4—5 μ groß geworden), stark lichtbrechende Körnchen auf (Fig. 11): dieselben besitzen im lebenden Objekt einen leichten Stich ins Grün, ihr starkes Lichtbrechungsvermögen läßt die jungen männlichen Schizonten dunkler erscheinen als die weiblichen Schizonten. Im polarisierten Licht erscheinen sie aber nicht doppeltbrechend. Kernfarbstoffe tingieren sie nicht, Osmiumsäure schwärzt sie nicht; in Kanadabalsam behalten sie ihre starke Lichtbrechung, wodurch sie von den dotterartigen Reservestoffen der Makrogameten zu unterscheiden sind. Jod färbt sie gelbbraun und behalten sie diese Farbe auch bei nachfolgender Behandlung mit Schwefelsäure. Sie werden weder in verdünnten Säuren noch Alkalien gelöst, auch Äther, Chloroform und Alkohol verändert sie nicht. Es sind augenscheinlich ähnliche pigmentartige Stoffwechselprodukte, wie sie schon bei den männlichen Schizonten von Adelea ovata (cf. Schaudinn u. Siedlecki [97] und Siedlecki [99]) beobachtet wurden. Genaueres über ihre chemische Natur ist bei ihrer Kleinheit (sie sind kaum $^1/_4$—$^1/_2$ μ groß) kaum zu ermitteln, um so weniger als die mikrochemische Analyse der Eiweißstoffe noch fast gar nicht ausgebildet ist.

Während des Wachstums der männlichen Schizonten wird die Zahl dieser charakteristischen Körnchen sehr vermehrt (Fig. 12). Die Ausbildung des Karyosoms findet in derselben Weise statt wie bei dem Wachstum der weiblichen Schizonten, auch die grobvacuoläre Plasmastruktur ist ebenso deutlich wie bei diesen (Fig. 12). Die Kernvermehrung durch direkte Teilung mit Hilfe des Karyosoms weist auch keine Abweichungen auf, wohl aber die Schizogonie selbst, die an die Bildung der männlichen Schizonten von Adelea ovata (cf. Schaudinn und Siedlecki [97] S. 195 und Siedlecki [99]) erinnert. Während die Tochterkerne sich auf der Oberfläche des männlichen Schizonten verteilen, sammeln die stark lichtbrechenden Körnchen sich in den zentralen Teilen der Zelle an, so daß die Oberfläche ganz frei davon wird. Um jeden Zellkern nehmen die größeren Plasmaalveolen der Oberfläche radiäre Anordnung an und umgeben ihn mit einem flüssigkeitsreichen, hellen Hof, während zwischen diesen Höfen aus dichterem, fein granuliertem Protoplasma bestehende Bezirke als polygonale Grenzen auftreten (Fig. 13). Diese feinkörnigen Grenzen dehnen sich allmählich von der Oberfläche der Zelle in die Tiefe, nach dem Zentrum zu aus und zerlegen die ganze Zelle in so viele Merozoiten-Anlagen, als Kerne vorhanden sind. Die Segmentierung erstreckt sich auch auf die zentralen Teile mit ihren stark lichtbrechenden Körnchen, so daß jeder Merozoit einen Teil derselben mit bekommt (Fig. 14). Ein Restkörper bleibt nicht übrig, sondern die ganze Zelle wird in die Merozoiten zerspalten. Während bei den weiblichen Schizonten die Schizogonie nach der Art einer Knospung begann und die Merozoiten über die Oberfläche des Schizonten hinauswuchsen, verläuft die Schizogonie des männlichen Schizonten nach dem Schema der superficiellen Forschung.

Die weiblichen Merozoiten waren daher sehr lang, länger als der Radius des Schizonten, die männlichen sind kurz und dick und entsprechen in ihrer Länge dem Radius des Schizonten (cf. Fig. 9 u. 14). Fig. 14 zeigt die Auswanderung der männlichen Merozoiten aus dem Kern der Wirtszelle und bedarf keiner weiteren Erläuterung. Die Infektion neuer Zellen durch die männlichen Merozoiten, ihr Heranwachsen zu männlichen Schizonten und die Wiederholung der Schizogonie erfolgt in derselben Weise wie bei ihren Mutterzellen.

Zur leichteren Übersicht der Unterschiede der Sporozoiten, weiblichen und männlichen Merozoiten gebe ich eine Bestimmungstabelle der drei Formen.

1.	Kern mit Karyosom	2
	Kern ohne Karyosom	Sporozoit
2.	Länge des Körpers 12—15 μ, Breite $1^1/_2$—2 μ, Kern im hintersten Drittel der Zelle, ohne stark lichtbrechende Körner im Plasma . .	♀ Merozoit
3.	Länge des Körpers 10—12 μ, Breite 2—3 μ, Kern im vordersten Drittel der Zelle, mit stark lichtbrechenden Körnern in der hinteren Hälfte des Körpers	♂ Merozoit

Bisher kannte man den geschlechtlichen Dimorphismus der Schizonten nur bei einem Coccidium, der Adelea ovata Schneid. aus dem Darm des Lithobius, doch soll nach Siedlecki [99] hier die Differenzierung der männlichen und weiblichen Formen erst nach mehreren (?) undifferenzierten Generationen von Schizonten auftreten und nicht schon die Sporozoiten sich während ihres Wachstums differenzieren. Es scheint dies aber nicht für alle Angehörigen der Gattung Adelea Geltung zu haben, bei seiner Adelea mesnili konnte Pérez [99] nicht den Dimorphismus der Merozoiten finden; es scheint diese Form, die auch durch den Besitz einer Cystenhülle von der Adelea ovata unterschieden ist, den Übergang dieser abweichenden Gattung zur Gattung Coccidium zu vermitteln.

4. Die Bildung der Mikrogameten.

In den ersten Tagen nach der Infektion findet man im Darmkanal nur männliche und weibliche Schizonten und Stadien der Schizogonie, erst nach 4–5 Tagen treten ziemlich plötzlich die Geschlechtsformen auf und lösen in kurzer Zeit die Schizonten ab; dieser Wechsel vollzieht sich so schnell und vollständig, daß man am 6. Tage nur noch ganz vereinzelte Schizonten antrifft und der ganze Darmkanal mit den Geschlechtszellen in allen Stadien der Differenzierung überschwemmt ist. Besonders interessant ist die Beobachtung, daß die männlichen und weiblichen Schizonten ganz gleichzeitig mit der Differenzierung in die Geschlechtszellen beginnen. Infolge ihres schnelleren Wachstums treten dann die männlichen Elemente etwas früher auf, als die Reifung der weiblichen vollendet ist. Wie in dem Abschnitt über die Pathologie erörtert werden soll, fällt die Umwandlung der Schizonten in die Gameten mit dem Höhepunkt der Krankheit zusammen, was leicht erklärlich ist, weil in diesem Augenblick die Vermehrung der Parasiten und ihr Wachstum und damit die Zerstörung der Epithelzellen ihr Maximum erreicht. Oft stirbt das Wirtstier um diesen Zeitpunkt (also 5—6 Tage nach der Infektion), wenn es die Krisis überlebt, so ist es gerettet; denn durch die Befruchtung und Sporogonie wird der Darmkanal von den Parasiten gereinigt, sie verlassen denselben als Dauerstadien und die Epithelregeneration wird nicht mehr durch die Parasiten wirkungslos gemacht.

Nach diesen Vorbemerkungen wenden wir uns zur Besprechung der Mikrogametenbildung. Die männlichen Merozoiten sind, wie früher erwähnt, leicht an den stark lichtbrechenden

Körnchen in ihrem Plasma zu erkennen. Die ersten Anzeichen, welche andeuten, daß ein solcher Merozoit sich nicht zu einem gewöhnlichen männlichen Schizonten, sondern zu einem Mikrogametocyten entwickeln wird, bestehen in dem Auftreten einer dichteren Plasmastruktur; die Vacuolisierung des Plasmas wird so außerordentlich fein, daß sie mit den stärksten Vergrößerungen nur gerade noch wahrgenommen wird (Fig. 15). Bei schwächeren Vergrößerungen erscheint das Plasma der jungen Mikrogametocyten daher ganz homogen oder nur ganz gleichmäßig fein granuliert. Ferner ist für dieselben charakteristisch, daß in gefärbten Präparaten (Karmine, Hämatoxyline) das Plasma sich viel stärker färbt (und beim Ausziehen mit Säuren die Farbe länger behält), als bei allen anderen Stadien der Parasiten, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß der Mikrogametocyt für seine enorme Kernproduktion bei der Mikrogamentenbildung schon frühzeitig bei seinem Wachstum Chromatin im Plasma aufspeichert. Ich erinnere hierbei daran, daß auch die Mikrogametocyten der Malariaparasiten sich mit Kernfarbstoffen dunkler tingieren als die Makrogameten und Schizonten.

Mit der Zunahme der Färbbarkeit der jungen Mikrogametocyten geht die Resorption der stark lichtbrechenden Körnchen, die der ♂ Merozoit mitgebracht hatte, Hand in Hand. Ich habe die Vorstellung gewonnen, daß diese stark lichtbrechenden Körnchen, welche die männlichen Schizonten während ihres Wachstums produzieren, vielleicht Reservestoffe sind, die bei der Differenzierung der Gameten gebraucht werden. Es ist denkbar, daß die Parasitenzelle durch ihr einfaches Wachstum auf Kosten der Wirtszelle nicht genügendes Material für die außergewöhnliche Produktion von Kernsubstanzen erhält und daher schon die früheren Generationen einen Überschuß dieses Materials unter anderer kondensierter Form aufspeichern, um es solange unverwertet mit zu tragen (cf. die gleichmäßige Verteilung auf die Merozoiten bei der Schizogonie), bis im gegebenen Moment (wodurch die Differenzierung ausgelöst wird, wissen wir nicht) die männlichen Elemente schnell produziert werden müssen.

Schon während des Wachstums des Mikrogametocyten beginnen Kernveränderungen, die allmählich zur Kernvermehrung führen. Das Karyosom wächst nicht wie bei den männlichen Schizonten zu einem großen kugligen Körper heran, sondern es vermehrt sich fortgesetzt durch Zweiteilung, während das im Kernraum enthaltene Chromatin immer feinkörniger wird (Fig. 15). Wenn der Mikrogametocyt erwachsen ist, wird das Zentrum desselben dicht von zahlreichen kugligen Tochterkaryosomen erfüllt, die von staubförmigem Chromatin eingeschlossen sind. Die Kernmembran (oder die Verdichtung des peripheren Chromatinnetzes) ist verschwunden und allmählich zerstreuen sich die Chromatinkörnchen wie die Karyosome im ganzen Plasma (Fig. 16 zeigt den Beginn dieses Vorganges). Die Karyosome versammeln sich bald an der Oberfläche der Zelle und verteilen sich in gleichmäßigen Abständen. Um dieselben häufen sich in hellen Höfen kleine Chromatinkörnchen an, die sich immer schärfer absondern und dichter gruppieren, so daß schließlich die ganze Oberfläche des Mikrogametocyten mit gleichartigen, sternförmigen Kernen bedeckt ist (Fig. 17). Die Kernteilung ist hiermit vollendet.

Es ist dies eine Art der multiplen Kernteilung, die in mannigfaltigen Variationen von mir bei den verschiedensten Protozoen beobachtet wurde; in ganz ähnlicher Weise wie hier haben Siedlecki und ich sie bei Adelea ovata beobachtet. Viele andere Autoren haben seither ähnliche multiple Kernvermehrungen bei den Sporozoen und Rhizopoden beschrieben. Auch bei Coccidium schubergi habe ich eine Art der multiplen Kernvermehrung (1900, S. 235—239) sehr eingehend beschrieben; dieselbe unterscheidet sich aber von der hier geschilderten und der von Adelea ovata und Coccidium lacazei bekannten sehr wesentlich. Bei den letzten Formen geht der Kernvermehrung eine Vermehrung des Karyosoms durch Teilung oder Knospung voraus

und die zuerst an die Peripherie der Zelle wandernden Tochterkaryosome dienen als Sammelstellen für das Chromatin der Tochterkerne, indem sie wie Attraktionszentren wirken. Bei Coccidium schubergi hingegen beteiligt sich das Karyosom sehr wenig an der Kernvermehrung (es scheint nur etwas Chromatin abzugeben), es bleibt vielmehr ruhig im Zentrum der Zelle zurück, während die anderen Kernbestandteile an die Peripherie wandern, und geht später zugrunde (Reduktion der Kernsubstanz?).

Nachdem die Kernvermehrung beendet ist, beginnt die Differenzierung der einzelnen Kerne zu den Mikrogameten. Das Chromatin häuft sich immer dichter an, die einzelnen Kerne werden kompakter (Fig. 18), so daß man in ihnen nur noch wenige helle Kernsaftlücken wahrnimmt. Durch denselben Prozeß wie bei Coccidium schubergi nimmt die abgeflachte, etwas in die Länge gestreckte Mikrogametenanlage etwas Protoplasma in das Innere des Kernes auf. Bevor das aber stattfindet, kann man am lebenden wie konservierten Präparat an jedem Kern einen interessanten Vorgang beobachten, der vielleicht als Kernreduktion aufzufassen ist. Im Leben sieht man, wie einzelne Kerne sich sehr langsam in die Länge strecken (das Kerngerüst zeigt noch einige Vacuolen und läßt das glänzendere Karyosom deutlich erkennen) und etwas einkrümmen. In der Konkavität, die meist dem Zentrum der Zelle zugekehrt ist, erscheint plötzlich, wie herausgeschnellt, das Karyosom; dasselbe wird zuweilen so heftig ausgestoßen, daß es 1—2 μ in den Plasmakörper der Zelle eindringt. Fast alle Kerne entledigen sich gleichzeitig dieses Körpers; in einer Viertelstunde ist der Prozeß überall vollendet. Fig. 19 zeigt einen Mikrogametocyten, der gerade während der Karyosomausstoßung fixiert wurde. — Während die Kerne sich in die Länge strecken, nehmen sie an Stelle des Karyosoms etwas Plasma in das Innere auf. Die ausgestoßenen Karyosomen gehen allmählich zugrunde, indem sie körnig zerfallen und schließlich im Plasma aufgelöst werden. Die Ausbildung von 2 Geißeln und die Ablösung von dem großen Restkörper des Mikrogametocyten erfolgt in derselben Weise wie bei Coccidium schubergi; ich verweise daher nur auf die ausführliche Schilderung, die ich von diesen Vorgängen früher gegeben habe (1900, S. 240—241). Fig. 20 und 21 zeigen die zwei letzten Stadien der Mikrogametenentwicklung. In Fig. 20 sieht man die Kerne schon in der Gestalt der fertigen Mikrogameten; zwischen denselben erkennt man noch die zerfallenden Karyosomteile. In Fig. 21 haben sich die Mikrogameten von dem kugligen Restkörper gelöst und schwärmen in der großen Kernhöhle der Wirtszelle umher; dann durchbrechen sie die Kernmembran und zerstreuen sich im Darmlumen, um die Makrogameten aufzusuchen und zu befruchten.

Der ganze hier geschilderte Vorgang der Mikrogametenbildung stimmt im allgemeinen so vollständig mit dem bei anderen Coccidien beobachteten überein, daß ich auf eine ausführlichere Schilderung verzichten konnte. Abweichend und von besonderem Interesse ist nur die Ausstoßung der Karyosome aus den Kernen. Es sind bei mehreren genauer studierten Coccidien Angaben über Verringerung der Kernsubstanz vor der Bildung der Mikrogameten gemacht worden; bisher lassen sich diese Angaben aber noch nicht zu einem einheitlichen Bilde zusammenfassen; nur soviel scheint daraus hervorzugehen, daß diese Vorgänge eine außerordentliche Variabilität und Verschiedenheit bei diesen scheinbar nahe verwandten Organismen aufweisen. Bei Adela ovata allein erinnert das Zugrundegehen von 3 Kernteilen an die Reduktionsvorgänge bei den höheren Tieren. Die Rolle des als Karyosom bezeichneten Kernbestandteils bleibt aber vorläufig ganz rätselhaft. Bei Coccidium schubergi geht das Karyosom schon vor der Bildung der Makrogametenkerne zugrunde, ohne sich an der Kernvermehrung zu beteiligen, bei Cyclospora caryolytica wird es auf die Mikrogametenkerne verteilt, dann aber ausgestoßen, endlich

bei Coccidium lacazei bleibt es bis nach der Befruchtung in den Mikrogameten erhalten, scheint dann aber auch zugrunde zu gehen. Diese hier nur provisorisch aufgestellte Reihe gibt uns vielleicht die Hoffnung, daß wir bei genauestem Studium anderer Coccidien allmählich doch eine Vorstellung von der Bedeutung des Karyosoms gewinnen. Ich will noch hervorheben, daß der Kopulationskern (das aus Verschmelzung des Makrogameten- und Mikrogametenkerns entstandene Synkaryon) bei keiner der von mir untersuchten Formen ein Karyosom aufweist; dieses Gebilde fehlt auch allen Kernstadien der Sporogonie bis zu den Sporozoiten. Wie wir gesehen haben, bildet es sich aber bei allen Stadien der ungeschlechtlichen Vermehrung, um bei den verschiedenen Kernvermehrungsvorgängen eine verschiedene Rolle zu spielen. Über mögliche Homologien[1]) mit Kernbestandteilen der Metazoenzellen und anderer Protozoen können wir vorläufig auch nichts Sicheres aussagen. Ob z. B. das „nucleolusähnliche Knötchen“ der Malariaparasiten mit dem Karyosom der Coccidien zu vergleichen ist, scheint mir nach den eingehenden Untersuchungen Grassis (1900) auch noch fraglich; ein Unterschied besteht schon darin, daß bei den Malariaparasiten auch bei der Sporogonie das „nucleolusähnliche Knötchen“ stets vorhanden ist. Grassi (1901, S. 160) betont ausdrücklich, daß das „nucleolusförmige Knötchen“ der Mononten (Schizonten meiner Nomenklatur) dem „nucleolusförmigen Knötchen“ der Amphionten (= Sporonten) entspricht. Über die Bedeutung dieses Gebildes ist auch Grassi zu keiner Vorstellung gelangt. Er sagt (S. 160): „Leider habe ich keine Tatsachen zur Hand, die mir gestatteten, auf die physiologische Bedeutung des nucleolusförmigen Knötchens (Karyosom von Schaudinn) einzugehen. Ich kann nur im allgemeinen sagen, daß das nucleolusförmige Knötchen, d. h. das Karyosom viele Varietäten darbietet, in welchen auch diejenige der Malariaparasiten mit inbegriffen wird.“

Die ausgebildeten, frei umherschwärmenden Mikrogameten von Cyclospora caryolytica sind verhältnismäßig groß und lassen daher einige Details leichter erkennen als die Mikrogameten anderer Coccidien. Sie sind 9—10 μ lang bei einer größten Dicke von $1—1^1/_2$ μ (Fig. 21 *a—c*). Sie besitzen wie die Mikrogameten verschiedener anderer Coccidien (die vergleichende Literaturübersicht über den Bau der Mikrogameten der Coccidien findet sich in meiner Coccidien-Monographie, 1900, S. 242—249) zwei Geißeln, die hier wie bei Barouxia caudata (cf. Léger [98b]) beide am Vorderende dicht hinter der kleinen Spitze (Rostrum Légers) entspringen. Auch von Wasielewski [98] hat bei Coccidium oviforme und einer Coccidie des Lithobius-Darms die vordere Insertion der Geißeln angegeben. Bei Echinospora, Coccidium schubergi und lacazei hingegen haben Léger [98 c] und ich (1900, S. 245) eine vordere und eine hintere Geißel beschrieben; die hintere funktioniert bei Coccidium schubergi wie die Schleppgeißel der Flagellaten, nur die vordere ist bei der Bewegung nach vorn gerichtet. Cyclospora caryolytica bildet einen interessanten Übergang zwischen diesen beiden verschiedenen Arten des Geißelansatzes. Auch hier ist eine Geißel (cf. Fig. 21 *a—c*) immer nach hinten gerichtet und scheint mit der konvexen Seite des Migrogameten eine Strecke weit verwachsen zu sein (Fig. 21 *b*). Bei den lebenden Mikrogameten oder auch an ungefärbten Glyzerinpräparaten hebt sich die Ansatzstelle der Geißeln als stärker lichtbrechendes Körnchen von dem übrigen Körper des Mikrogameten deutlich ab (Fig. 21 *a*, *b*), bei den gefärbten Mikrogameten tingiert sich der Körper, der ja fast nur aus Kernsubstanz besteht, so gleichmäßig dunkel, daß dieses Körnchen nur selten als differente, dunklere Stelle (zuweilen z. B. bei Eisenhämatoxylintinktion nach starkem Ausziehen des Farbstoffs) hervortritt. Es erinnert an die „Geißelwurzel“ der Trypanosomen, die Wasielewski und

[1]) Cuénot (1900, S. 606) homologisiert den Nucleolus der Gregarinen mit dem Keimfleck der Metazoeneier.

Senn (1900) unter diesem Namen als lokomotorisches Zentrum auffassen, während Laveran und Mesnil (1900) dieses Körnchen „Blepharoplast“ nennen und es mit dem Centrosom der Metazoen-Spermatozoiden vergleichen. Bei Coccidien ist ein solches Körnchen bisher nicht beobachtet worden.

Bei den Homogameten der Gregarinen beschreibt aber Léger (1901) auch ein Korn, welches im Plasma dicht hinter dem Kern gelegen ist und sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt; er konnte die Geißel durch das Plasma bis zu demselben verfolgen. Bezüglich der Auffassung dieses Gebildes schließt er sich ganz der Ansicht von Laveran und Mesnil an, die es mit dem Centrosom der Metazoenzellen homologisieren. Schon im Jahre 1894 habe ich selbst bei den Gameten von Hyalopus dujardini ein ähnliches Korn beschrieben. Meine damalige Notiz lautet: „Der Kern liegt im vorderen Teil des Schwärmers, dann folgt eine halbkuglige Kalotte hyalinen Plasmas. Bei sehr starker Vergrößerung zeigt dasselbe einen vacuolären Bau. Die Waben sind sowohl um den Kern, als an der Oberfläche radiär angeordnet und erscheinen daher im optischen Durchschnitt als regelmäßige Alveolarsäume. In der Mitte der Plasmakalotte liegt stets eine größere Vacuole und in der Nähe derselben ein dunkles Korn, welches vielleicht die Bedeutung eines Centrosoms hat.“ Diese Beschreibung und die Abbildung, die ich damals (in Naturwissenschaftl. Wochenschrift, v. IX. Nr. 14, S. 169, Fig. V, VI) gegeben habe, stimmt gut mit der neuesten Beschreibung, die Léger von den Gameten der Gregarinen gibt, überein. An meinen alten Präparaten habe ich auch nach Färbung mit Eisenhämatoxylin die Verbindung der Geißel mit dem von mir als Centrosom gedeuteten Korn nachweisen können, so daß die Übereinstimmung der Gregarinengameten mit den Gameten jenes niederen Rhizopoden ganz frappant ist. Es mehren sich überhaupt die Angaben über Beziehungen der Gregarinen zu den Rhizopoden in neuester Zeit. Besonders hat Siedlecki die große Ähnlichkeit der Fortpflanzungsvorgänge bei den Gregarinen mit Trichosphaerium (Schaudinn [99]) betont und auch andere Organisationsverhältnisse (Tastpseudopodium seiner Monocystis, Tastpseudopodien von Trichosphaerium) verglichen. Vielleicht ergeben sich bei weiterem Studium noch andere Gesichtspunkte, um irgendwie begründbare Vorstellungen über die Phylogenie der Sporozoen zu gewinnen. Der anregende Versuch Mesnils [99], unsere Kenntnisse über die Sporozoen zu einem Entwurfe der Stammesgeschichte zu verwerten, zeigt recht deutlich die große Lückenhaftigkeit derselben.

Da in dem ganzen Entwicklungszyklus der Coccidien überhaupt kein Centrosoma auftritt, würde ich es für sehr gewagt halten, dies glänzende Körnchen an der Geißelbasis der Mikrogameten von Cyclospora caryolytica für ein Homologon des Centrosomas zu erklären. Wahrscheinlicher ist die Annahme, daß dem Protoplasma überhaupt die Fähigkeit innewohnt, wo es not tut, Verdichtungen zu bilden und daß auf diese Weise auch zur Stütze der Geißeln eine dichtere Stelle im Plasma angelegt wird.

Léger [98 c] hatte bei den Mikrogameten von Echinospora angegeben, daß die hintere Geißel auf der konvexen Seite etwas vor der hinteren Spitze entspringt. Bei Cyclospora trifft dies auch zu, wie man besonders deutlich bei starker Krümmung des Mikrogameten (Fig. 21 *b*) beobachten kann. Die Geißel ist also nicht auf der ganzen Länge des Mikrogameten mit der Oberfläche desselben verwachsen; bei Coccidium schubergi scheint dies aber der Fall zu sein (cf. 1900, S. 246). Die Art der Bewegung der Mikrogameten ist bei Cyclospora dieselbe wie bei Coccidium schubergi.

5. Die Differenzierung und Reifung der Makrogameten.

Die Differenzierung der weiblichen Merozoiten zu den Makrogameten beginnt, wie im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, zugleich mit der Mikrogametocytenbildung. Da die Mikro-

gametocyten schneller wachsen als die Makrogameten, befinden sich die letzteren gewöhnlich erst in den letzten Stadien ihres Wachstums oder in den Vorbereitungen zum Reifungsprozeß, wenn die ersten bereits die Mikrogameten bilden, so daß man am 6. Tage nach der Infektion Bilder erhält, wie Fig. 24 (Taf. XX) es darstellt; das ganze Epithel erfüllt von Mikrogametocyten in allen Stadien der Kernvermehrung zur Mikrogametenbildung, reife Mikrogameten und daneben die verschiedensten Wachstumsstadien der Makrogameten. Stadien der Schizogonie findet man nicht mehr, oder nur ganz vereinzelt, alle ungeschlechtlichen Formen haben sich in die Geschlechtsformen differenziert.

Die Makrogameten zeichnen sich vor allen anderen Stadien des Zeugungskreises durch den reichlichen Besitz von dotterartigen Reservestoffen aus, die so dicht wie bei den Eiern der Metazoen die Zelle erfüllen. Da der Makrogamet schon sehr frühe bei seinem Wachstum diese Reservestoffe aufspeichert, ist er bereits in den jüngsten Stadien seiner Entwicklung leicht von den Mikrogametocyten und Schizonten zu unterscheiden. Im Bau seines Plasmas stimmt er mit dem weiblichen Schizonten überein, das heißt, er ist grob vacuolisiert. Während bei den letzteren aber die Vacuolen nur von heller Flüssigkeit erfüllt sind, enthalten sie beim Makrogameten die Reservestoffkörner.

Bei den jüngsten Makrogameten findet man die ersten und kleinsten dieser Granula in der Nähe des Zellkerns, von hier scheinen sie, größer werdend, nach der Peripherie befördert zu werden. Sie haben bei unserer Form eine hell gelblichbraune Färbung und sind stark lichtbrechend (aber nicht so stark, wie die glänzenden Körner der männlichen Schizonten; in Kanadabalsam verlieren sie daher ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und sind nur an ihrer gelbbraunen Färbung zu erkennen). Die größten von ihnen erreichen einen Durchmesser von 2 μ, während die kleinsten staubförmig feine Granulationen darstellen. In ihrem chemischen Verhalten zeigen sie keine abweichenden Merkmale von anderen Coccidien (cf. 1900, S. 250), ohne sich genauer definieren zu lassen.

Die Einwirkung des heranwachsenden Makrogameten auf die Wirtszelle ist dieselbe wie bei den anderen Entwicklungsstadien (Fig. 23). Im allgemeinen kann man sagen, daß die ausgewachsenen Makrogameten kleiner bleiben als die Schizonten und Mikrogametocyten, was vielleicht dadurch bedingt ist, daß die letzteren alles von der Wirtszelle gelieferte Nährmaterial zum Ausbau ihres Körpers verwenden können, während die Makrogameten einen großen Teil desselben als Reserve für die Zukunft aufspeichern; ihr langsameres Wachstum erklärt sich auch wohl hieraus. Die hämatoxylinophilen Granula, welche ich bei den Makrogameten von Coccidium schubergi beobachtet habe, konnte ich bei Cyclospora nicht auffinden.

Von besonderem Interesse sind die Veränderungen, welche der Zellkern während des Wachstums des Makrogameten erleidet. Schon bei ganz jungen Stadien verliert der Kern seine scharfe Begrenzung, das Chromatin, welches bei allen anderen Stadien des Entwicklungszyklus in Gestalt feiner Körnchen in den Knotenpunkten eines Lininnetzwerks suspendiert ist, scheint gelöst zu werden; man bemerkt bei etwas größeren Makrogameten auch mit den stärksten Vergrößerungen keinerlei Struktur außer dem Kayrosom, das als scharf begrenzte Kugel in einer diffus sich färbenden, amoeboid in das Plasma übergehenden Kernsaftmasse liegt (Fig. 25). Diese Figuration behält der Kern während der längsten Zeit des Wachstums des Makrogameten. Im Leben ist dieser Kern besonders leicht zu erkennen; das glänzende Karyosom leuchtet deutlich aus der ganz blassen, unregelmäßig von den Reservekörnchen begrenzten Kernhöhle hervor. Wenn die Makrogameten beinahe herangewachsen sind, beginnt das Karyosom sich in die Länge zu strecken und hantelförmig einzuschnüren (Fig. 26). Dieser Prozeß verläuft so

langsam, daß ich vom Beginn der Einschnürung bis zum vollständigen Zerfall desselben in zwei Hälften zwei Stunden warten mußte. Ebenso langsam schreitet dann die weitere Teilung der Tochterkaryosome fort (Fig. 26—30); es entstehen 4, 8, 16, 32. Soweit konnte ich auf Präparaten die Vermehrung verfolgen; dann aber werden die Teilchen immer kleiner und erfüllen schließlich in so großer Zahl den Kernsaft, daß an ein Zählen nicht mehr zu denken ist. Der Kernsaft, der beim Beginn der Karyosomvermehrung mit Kernfarbstoffen diffus färbbar war, scheint während der Teilung der Karyosome allmählich weniger färbbar zu werden; es ist denkbar, daß er Chromatin gelöst oder fein verteilt enthält und dasselbe an die Teilchen des Karyosoms abgibt.

Die Zerteilung des Karyosoms (Fig. 25—30) nahm bei der Beobachtung des lebenden Objekts in einem Falle eine Zeit von fast 13 Stunden in Anspruch, in einem zweiten sogar 15 Stunden. In beiden Fällen lieferten das Beobachtungsmaterial Faeces des Maulwurfs; bei akutem Krankheisverlauf werden also mit den abgestoßenen Epithelfetzen auch die noch nicht reifen Gameten mit dem Stuhl entleert, man kann daher bei dieser Form so bequem wie bei keiner der bisher untersuchten die Reifung und Befruchtung in den dünnflüssigen Faeces studieren, in denen sie ganz normal weiter verlaufen kann. Die Anwendung des heizbaren Objekttisches zum Studium dieser Vorgänge ist auch entbehrlich. Bei nicht so heftigem Verlauf der Krankheit spielen sich die hier geschilderten Vorgänge wie bei anderen Coccidien im Darmkanal ab und werden erst die mit der Cystenhülle versehenen Sporonten entleert.

An die Auflösung des Karyosoms schließen sich zwei kurz aufeinander folgende Kernteilungen, die zur Bildung von zwei zugrunde gehenden Kernen führen. Diese Kernteilungen, die ja als Reduktionsteilungen im Reiche der Metazoen schon lange und in neuerer Zeit auch bei den Protozoen bekannt geworden sind, beenden den Reifungsprozeß des Makrogameten, der während der Karyosomteilung seine volle Größe erreicht und die Gestalt eines Rotationsellipsoids angenommen hat.

Die staubförmigen, feinen Chromatinpartikel, die durch die wiederholte Teilung des Karyosoms entstanden sind und unregelmäßig zerstreut den Kernraum erfüllen (Fig. 30), sammeln sich im Zentrum desselben dichter zusammen und verschmelzen anscheinend miteinander zu einer dicken Platte, die nur noch wenige Lücken aufweist und eine Zusammensetzung aus Chromosomen nicht erkennen läßt (Fig. 31). Differenzierungen irgendwelcher Art, die an die Mitose erinnerten, wie Spindelfasern, Zentrosomen usw. habe ich trotz vieler Mühe an dieser primitiven Äquatorialplatte nicht entdecken können, weder am lebenden noch nach den verschiedensten Methoden gefärbten Objekt. In der Mitte dieser Platte treten dann vacuolenartige Lücken auf, die miteinander verschmelzen und so allmählich die Spaltung derselben herbeiführen (Fig. 32). Die beiden Tochterplatten rücken auseinander, indem sie sich hierbei unregelmäßig zusammenfalten und einkrümmen (Fig. 33). Zwischen ihnen bleibt ein färbbarer Verbindungsfaden längere Zeit bestehen, der beim weiteren Auseinanderrücken der Kernhälften von beiden abreißt und in der Mitte zwischen denselben zu einem dem sog. „Zwischenkörper" ähnlichen Gebilde zusammenschrumpft (Fig. 34). Da die Kerne ja nur einen Durchmesser von 3—4 μ haben, kann man selbst mit den stärksten Vergrößerungen keine weiteren Einzelheiten und Feinheiten an ihnen wahrnehmen, als die Fig. 31—34 es zeigen.

Schon während des Auseinanderrückens der beiden Kernhälften schien es mir, als ob eine derselben mehr zusamengeschrumpft wäre; nach ihrer vollständigen Trennung rundet sich dieser kleinere Tochterkern kuglig ab, wird ganz kompakt und umgibt sich mit einem hellen Hof (Fig. 35*R*): er stellt den ersten Reduktionskörper dar.

Die Stellung der ersten Reduktionsspindel ist immer parallel zur Längsachse des Makro-

gametenkörpers, meist liegt ihre Längsachse sogar in derselben; dasselbe gilt für die zweite Kernspindel (Fig. 35), die sofort nach der ersten Kernteilung gebildet wird und zwar erfolgt die Umwandlung des eben geteilten unregelmäßig klumpigen Kerns in eine hantelförmige Spindel (Fig. 35), ohne daß vorher ein der Äquatorialplatte der ersten Kernteilung ähnliches Stadium durchlaufen wird, durch einfache Einschnürung. Auch hier scheint mir wieder der für den Untergang bestimmte Kernteil kleiner zu sein (Fig. 35). Nach Abschnürung des zweiten Reduktionskörpers lockert sich das Chromatin des reduzierten Kerns auf und es treten wieder gesonderte Chromatinkörnchen und die Andeutungen eines Kerngerüstes auf. Der zweite Reduktionskern bleibt ebenso wie der erste im Plasma, er rundet sich ebenfalls kuglig ab und wird wie der erste in eine helle Vacuole eingeschlossen (Fig. 36). Ganz allmählich schrumpfen diese beiden Reduktionskörper immer mehr zusammen (Fig. 37, 38) und verschwinden schließlich nach Beendigung der Befruchtung vollständig.

Der hier geschilderte Reifungsprozeß der Makrogameten von Cyclospora caryolytica stimmt in seinen groben Zügen vollständig mit der Bildung der Richtungskörper bei den Metazoen und unter den Protozoen mit den Reduktionsteilungen vor der Kopulation der Heliozoen (Actinophrys, Actinosphaerium) überein. Bei Coccidien sind ähnliche Reduktionteilungen vor der Befruchtung bisher nur in einem Falle bekannt geworden, bei den Mikrogametocyten von Adelea ovata (cf. Schaudinn und Siedlecki [98], Siedlecki [99]) geht der Kern einen ähnlichen Vierteilungsprozeß ein, nur der vierte Teil des ursprünglichen Kerns gelangt zur Befruchtung. Interessanterweise hat auch Siedlecki [99] Differenzen zwischen der ersten und zweiten Reduktionsteilung aufgefunden. Ebenso wie hier bei Cyclospora bietet die erste Teilung Anklänge an die Mitose; während die zweite eine einfache Durchschnürung darstellt, was Siedlecki zu der Idee führte, daß die erste Teilung die Quantität des Chromatins, die zweite die Anzahl der Chromosomen reduziere, eine Ansicht, über die aus Mangel an Tatsachen nicht diskutiert werden kann.

Bei den übrigen bisher genauer studierten Coccidien sind ähnliche Reduktionsteilungen nicht beobachtet worden, bei manchen derselben sind sie auch entschieden nicht vorhanden, z. B. bei Coccidium schubergi und lacazei, bei Benedenia und den Makrogameten von Adelea. Häckers [99] Hoffnung, daß „doch einmal erweiterte Untersuchungen zur Kenntnis eines dem Vierteilungsprozeß der Mikrogametocyten (der Adelea) entsprechenden Teilungsvorgangs im Makrogameten“ führen könnten, dürfte für die erwähnten Formen nicht in Erfüllung gehen. Ebenso groß wie die Verschiedenheiten der Kernverhältnisse bei den Coccidien sind, scheinen es auch die Reifungsvorgänge zu sein. Bei Coccidium schubergi habe ich ausdrücklich betont, daß außer der dort im Leben beobachteten Ausstoßung des Karyosoms „eine andere Reduktion, etwa wie bei anderen Protozoen (Heliozoen) und den Metazoen durch Kernteilung sicher nicht stattfinde“, denn ich habe die Makrogameten, Stadium für Stadium, kontinuierlich bis zur Befruchtung verfolgt. Dasselbe gilt für die Makrogameten von Adelea, wo auch außer der Ausstoßung eines Teils der Kernsubstanz nichts anderes wahrgenommen wird.

Im allgemeinen kann man nur sagen, daß bei allen genauer studierten Coccidien vor der Kopulation eine Verminderung der Kernsubstanzen in den Gameten stattfindet, daß dieser Vorgang sich aber bei den einzelnen Formen in sehr verschiedener Weise und zu verschiedenen Zeiten abspielt. Bei Coccidium schubergi stoßen die Makrogameten den als Karyosom bezeichneten Kernteil aus, bei den Mikrogametocyten geht er ebenfalls zugrunde. Coccidium lacazei behält das Karyosom in den Makrogameten bis zur Befruchtung, um es dann aufzulösen und einen Teil des Kerns auszustoßen, bei den Mikrogametocyten wird es auf die Mikrogameten

verteilt, dann aber von den letzteren bei der Karyogamie ausgestoßen; ähnlich scheint es bei Coccidium proprium (Siedlecki [98]) zu sein, doch dürfte die Ausstoßung der Kernsubstanzen hier noch später erfolgen. Bei Adelea ovata stößt der Makrogamet einen Teil der Kernsubstanz vor der Befruchtung aus, aber nicht das Karyosom. Bei Cyclospora stoßen die Mikrogameten vor der Befruchtung, bei ihrer Differenzierung auf der Oberfläche des Mikrogametocyten, ihre Karoysome aus, während der Kern des Makrogameten durch Vierteilung und Zugrundegehen zweier Hälften reduziert wird. Endlich finden wir bei Adelea denselben Vorgang, aber bei den männlichen Zellen, den Mikrogametocyten und bei dieser Gattung auch noch Verschiedenheiten insofern, als bei Adelea ovata die Reduktion mit der Kopulation zeitlich verbunden ist (sie findet erst nach der Zusammenlagerung der Gameten statt), während sie bei Adelea Mesnili (Pérez [99]) früher stattfinden kann „indépendemment de tout accolement du microgametocyte à un macrogamète.“ Ähnlich wie bei Adelea scheint es nach Laveran [98] bei Klossia helicina zu sein, nur scheinen hier mehrere Mikrogametocyten sich dem Makrogameten aufzulagern und dann die mit der Mikrogametenbildung verbundene Reduktion vorzunehmen.

Die wenigen Beispiele dürften genügen, um die Verschiedenheit dieser Kernverminderungsvorgänge darzutun. Bei weiterem Studium werden sich vielleicht Übergänge finden lassen und weitere Modifikationen uns vielleicht den Weg weisen, den die Phylogenie der Reifungserscheinungen bei den Protozoen genommen. Denn ebenso wie bei der Kernteilung bin ich auch hier der Überzeugung, daß die Mannigfaltigkeit der vorkommenden Modifikationen darauf hindeutet, daß diese Vorgänge, welche bei den Metazoen einen feststehenden Typus angenommen haben (Mitose der Kerne, Richtungskörperbildung bei der Befruchtung), bei den Protozoen erst in der Ausbildung begriffen sind. Die Phylogenie der Befruchtung wird ebenso wie die der Kernteilung nur bei den Protozoen studiert werden können. Darum halte ich es für verfehlt, wenn manche Forscher, um eine Theorie, die bei dem Studium der Metazoen gewonnen wurde, auf die Protozoen auszudehnen, alle Befunde, die bei den letzteren gemacht werden, dem bei den ersteren gewonnenen Schema einzuordnen versuchen und wenn dies nicht gelingt, die Tatsachen umdeuten oder ohne Grund an der Richtigkeit der Beobachtungen zweifeln. — Die Einteilung der Kernverminderungsvorgänge in Epurations- und Reduktionsvorgänge (Cuénot, Siedlecki a. a.) scheint mir, wie ich bereits in meiner Coccidium-Monographie auseinandersetzte, vorläufig überflüssig, weil wir ja noch nichts Sicheres über die physiologische Bedeutung dieser Erscheinungen wissen und die verschiedenen Vorgänge bei unseren geringen Kenntnissen nicht homologisieren können.

6. Die Befruchtung.

Nachdem die Reifung des Makrogameten durch die Reduktionsteilungen beendet ist, rückt der Kern einem Pole des ellipsoidalen Körpers der Zelle näher: dieser Pol ist der Kopulationspol, hier dringt der befruchtende Mikrogamet ein. Ich habe ebenso wie bei Coccidium schubergi die Befruchtung wiederholt am lebenden Objekt beobachtet und mancherlei interessante Abweichungen von dem dort bekannten Modus gefunden. Bei Coccidium schubergi habe ich wahrscheinlich gemacht, daß die ausgestoßene Kernsubstanz, das zerfallene Karyosom, die Mikrogameten chemotaktisch anlockt. Auch bei Cyclospora scheint mir die zugrunde gehende, in Auflösung begriffene Kernsubstanz der Reduktionskerne ähnlich zu wirken. Die Mikrogameten versammeln sich stets erst auf der Oberfläche des Makrogameten, wenn die Reduktionskörper gebildet sind und anfangen, sich aufzulösen. Ich vermute, daß hierbei die

Zelle einen Stoff (die in Lösung übergegangene Kernsubstanz der Reduktionskerne?) absondert, der in abnehmender Konzentration sich im Darmsaft ausbreitet und auf die Mikrogameten richtend wirkt (cf. die genauere Begründung 1900, S. 259). Im Hinblick auf diesen Gedankengang ist es interessant, daß die Mikrogameten sich auf der ganzen Oberfläche des Makrogameten ansammeln, was dadurch erklärt würde, daß die Hauptmasse der anlockenden Substanz sich im Innern der Zelle befindet und nach allen Seiten ihre Wirkung in gleicher Weise ausübt. Sobald der weibliche Kern an den Befruchtungspol gerückt ist, sieht man einen Teil der Mikrogameten sich hier dichter versammeln, es scheint als ob die Anziehungskraft dieses Kerns nun stärker wird, als die der zugrunde gehenden Reduktionskerne. Der amoeboide weibliche Kern sendet nach dem Kopulationspol einen Fortsatz fast bis zur Oberfläche der Zelle, es bildet sich hier ein kleiner hyaliner Vorsprung, ein Empfängnishügel, an dem der befruchtende Mikrogamet kleben bleibt (Fig. 36), er dringt mit Hilfe seiner Geißeln und durch Knickbewegungen seines Körpers ein und lagert sich dem weiblichen Kern auf. Während bei Coccidium schubergi der Makrogamet sofort nach dem Eindringen des bevorzugten Mikrogameten sich vor der Invasion weiterer Mikrogameten durch Ausscheidung der dicken Cystenhülle auf seiner Oberfläche schützt, findet bei Cyclospora die Bildung der Cystenhülle erst später statt, es dringen daher außer dem zur Kopulation gelangenden Zellkern stets noch eine ganze Anzahl (8—14) Mikrogameten an verschiedenen Stellen in das Plasma des Makrogameten ein. Es dürfte dies der erste Fall von Polyspermie bei Protozoen sein. Aber ebenso wie bei der Polyspermie der Metazoeneier gehen die überschüssigen Spermatozoen normalerweise zugrunde, sie schrumpfen zusammen (Fig. 37), zerfallen in Brocken und werden allmählich resorbiert (Fig. 38, 39). Daß aber die Polyspermie Gefahren für den Organismus in sich trägt, soll in dem Abschnitt über die pathologische Degeneration der Sporonten von Cyclospora gezeigt werden. Während bei Coccidium schubergi die überschüssigen Mikrogameten außerhalb der Copula auf der Oberfläche der Cystenhülle absterben und ohne verwertet zu werden, allmählich zerfallen, scheint bei Cyclospora die Copula die überschüssigen männlichen Elemente als Nährmaterial zu verwenden. Ich erinnere hierbei an die interessanten Untersuchungen von Berlese [98, 99], über die Verwertung der überschüssigen Spermatozoen als Nährmaterial bei einigen Hemipteren, wo komplizierte Organe nur die Aufgabe zu haben scheinen, die nicht zur Befruchtung gelangenden Spermatozoen zur Lösung und Resorption zu bringen, ein Vorgang, der bei Cyclospora schon von der einzelnen Zelle bewirkt wird.

Nachdem die Mikrogameten in den Makrogameten eingedrungen und im Plasma zur Ruhe gelangt sind, scheidet die Copula auf ihrer Oberfläche die Cystenhülle aus und verwandelt sich hiermit in die Oocyste (Fig. 38). Der befruchtende Mikrogamet liegt auf der Oberfläche des weiblichen Kerns zu einem unregelmäßigen Klumpen zusammengeballt (Fig. 37). Der weibliche Kern streckt sich allmählich in der Richtung der Längsachse der Zelle in die Länge und nimmt spindelförmige Gestalt an, während sein immer deutlicher werdendes Kerngerüst eine längsmaschige Konfiguration erhält. Ganz allmählich lockert sich auch das Chromatin des männlichen Kerns auf und nimmt, indem es mit dem des weiblichen vollständig verschmilzt, dieselbe Struktur an; es wird dann auch bei Cyclospora eine langgestreckte Befruchtungsspindel gebildet (Fig. 38), wie bei allen anderen genauer bekannten Coccidien. Der männliche Pol ist bald nicht mehr von dem weiblichen zu unterscheiden; die in Reihen angeordneten Maschen (Alveolen) des Kerngerüstes erstrecken sich kontinuierlich von einer Spitze der Spindel bis zur anderen. Der lange Bestand dieser Spindel, die man bei Cyclospora ebenso wie bei Coccidium schubergi vier bis fünf Stunden beobachten kann, ohne eine Veränderung wahrzu-

nehmen, deutet vielleicht darauf hin, daß die vollständige Vermischung der männlichen und weiblichen Kernbestandteile nur sehr langsam erfolgt. (Bei den Metazoenzellen bleiben sie oft ja noch viel länger voneinander getrennt.)

Sechs bis sieben Stunden nach der Befruchtung hat sich der Kopulationskern, das Synkaryon (Lang) kuglig abgerundet und in die Mitte der Zelle begeben.

Die Reste der überschüssigen Mikrogameten und der Reduktionskerne sind fast vollständig resorbiert, der Inhalt der Oocyste hat sich kontrahiert und dabei von der Cystenwand losgelöst (Fig. 39.) In diesem Zustand werden die Parasiten normalerweise aus dem Darmkanal des Wirts entleert und machen die weitere Entwicklung, die Sporogonie in den Faeces durch. Wie aber bereits mehrfach erwähnt wurde, können die Parasiten schon vor der Befruchtung (bei den heftigsten, zum Tode führenden Krankheitsfällen) mit den Epithelfetzen den Darmkanal verlassen.

Ebenso wie Kernverhältnisse und Reifungserscheinungen bieten auch die Befruchtungsvorgänge der Coccidien mancherlei Variationen.

Bei Cyclospora wird nur ein Empfängnishügel gebildet, die Cystenhülle tritt spät auf, Folge davon ist die Polyspermie; Coccidium schubergi bildet die Cystenhülle im Moment des Eindringens der Mikrogameten, der Empfängnishügel verwandelt sich in eine Mikropyle. Bei Coccidium proprium besitzt der Makrogamet schon eine feste Hülle, es wird zum Einlassen des Mikrogameten eine Mikropyle gebildet usw., kurz alle die verschiedenen Vorrichtungen, welche die Zellenlehre uns bei der Befruchtung der Metazoeneier kennen gelehrt hat, scheinen schon in der kleinen Gruppe der Coccidien in mehr oder weniger vollkommener Form verwirklicht zu sein.

7. Die Sporogonie.

Die Bildung der Sporoblasten, ihre Umwandlung in die Sporocysten und die Differenzierung der Sporozoiten erfolgt bei Cyclospora caryolytica in einer Zeit von 3—4 Tagen; die Beobachtung dieser Vorgänge in der feuchten Kammer bereitet keinerlei Schwierigkeiten. Die Färbung der Dauerstadien ist hingegen sehr schwierig, ich habe Kernfärbungen meist nur dadurch erzielen können, daß ich die Cysten 8-10 Tage in den Farbstoffen beließ; die Cystenhülle ist bei dieser Form augenscheinlich ganz besonders dick und undurchlässig. Im allgemeinen vollzieht sich die Sporogonie in so übereinstimmender Weise mit der von Coccidium, daß ich bezüglich vieler Einzelheiten auf die ausführliche Schilderung in meiner Coccidium-Monographie verweisen kann.

Die Kernteilung des Sporonten zur Sporoblastenbildung ist eine direkte (Fig. 40). Bei Coccidium schubergi rückte der Kern bei der Teilung an die Peripherie, hier bleibt er im Zentrum liegen und teilt sich in einer Richtung, die senkrecht zur Längsachse der Zelle liegt (Fig. 40). Die Anordnung der Alveolen des Kerngerüstes in parallele Längsreihen ist bei der Kernteilung ebenso deutlich ausgeprägt wie bei den anderen Coccidien. Bei Coccidium schubergi begann der Zerfall in die Sporoblasten erst, nachdem die 4 Kerne gebildet waren. Hier setzt die Teilung schon ein, wenn die Tochterkerne noch durch eine Brücke verbunden sind (Fig. 41). Die Durchschnürung des Plasmas, die hier sehr an die äquale Furchung der Metazoeneier erinnert, erfolgt stets in der Längsrichtung (Fig. 41, 42). Es werden nur zwei Sporoblasten gebildet; während ihrer Teilung stößt die Zelle einige stark lichtbrechende Körnchen aus und kontrahiert sich in größerem oder geringerem Maße; bisweilen so stark, daß die Sporoblasten in der Cyste sich ganz verlagern können und die reifen Sporocysten die verschiedensten

Stellungen einnehmen (Fig. 46*a*–*d*). Cysten, wie die in Fig. 46*a* gezeichnete, hatten mich anfangs zur Vermutung geführt, daß die Teilung der Sporonten in die Sporoblasten auch quer zur Längsachse erfolgen könne. Die wiederholte Beobachtung lehrte aber, daß auch bei später quer liegenden Sporocysten eine Längsteilung vorgegangen war; die Sporoblasten besitzen nämlich vor der Umformung in die Sporocysten eine geringe amoeboide Beweglichkeit und können so ihre Lage zueinander verändern, aber nur wenn sie sehr klein sind und viel Raum in der Cyste haben. Gewöhnlich bleiben sie in der durch die Teilung gegebenen Lage (Fig. 42—46). Die Bildung der Restkörperanlagen durch Zusammenfließen kleinerer, stark lichtbrechender Tröpfchen zu größeren (Fig. 41—42), die dann in den Sporocysten sich zu zwei polständigen großen Kugeln (Fig. 43) vereinigen, zeigt keine Abweichung von den Vorgängen, die ich bei Coccidium schubergi beobachtet habe.

Bei der Bildung der Sporocystenhülle nehmen die Sporoblasten stets die in Fig. 43 gezeichnete, charakteristische, spindelförmige Gestalt an. Die Schalenhaut der Sporocyste, die hier einfach ist, zeigt an beiden Polen eine knötchenartige Verdickung und läßt eine Nahtlinie sehr deutlich erkennen. Diese knötchenartige Verdickung an den Polen der Membran, die man als sog. Stiedasches Körperchen schon bei anderen Coccidien (Coccidium cuniculi und falciforme, aber nur an einem Pol) kennt, scheint aus einer anderen Substanz zu bestehen als die Membran; dieselbe wird ebenso wie die, welche die Nahtlinie bildet, bei dem Ausschlüpfen der Sporozoiten gelöst, während die Schalenhaut bestehen bleibt (Fig. 47).

Die Teilung des Sporocystenkernes, die Verschmelzung der Restkörperanlagen (Fig. 44) und die Differenzierung der Sporozoiten (Fig. 45—46) bietet keine besondere Abweichungen von Coccidium schubergi und kann ich daher auf eine ausführliche Schilderung verzichten (cf. 1900, S. 269—272).

Wenn man die reifen Cysten an einen Maulwurf verfüttert, so kann man nach $^1/_2$ bis 2 Stunden das Ausschlüpfen der Sporozoiten im Anfangsteil des Dünndarms beobachten. Schon im Magen findet man Cysten, bei denen die Sporocysten sich geöffnet haben; im Duodenum wird dann ein kreisförmiges Loch an einem Pole der Cystenhülle gebildet, aus welchem die Sporozoiten auskriechen (Fig. 47). Bei Behandlung der Cysten mit Darmsaft, der verschiedenen Teilen des Darmtraktus entnommen war, gelang es mir nicht, die Restkörper zur Quellung und damit die Sporocysten zum Platzen zu bringen, es scheint mir hierzu die sukzessive Einwirkung des Speichels und Magensaftes notwendig zu sein.

Die reifen Oocysten der einzigen bisher bekannten Art von Cyclospora, der von Aimé Schneider [81] beschiebenen C. glomericola sind zylindrisch, 25—35 μ lang bei einer Breite von 9—10 μ. Die Höhle der Oocysten ist hier durch eine zweite, innere Cystenhülle, die sich an beiden Polen von der äußeren weit zurückgezogen hat, in drei Kammern geteilt; in der mittleren, größten liegen die beiden Sporocysten. Hiernach ist unsere Art leicht von dem Typus der Gattung zu unterscheiden. Ein eingehender Vergleich der beiden Arten wird erst nutzbringend sein, wenn man etwas über die Entwicklung der Schneiderschen Art, von der bisher nur die Cysten bekannt sind, weiß.

8. Die Degeneration der Sporonten.

Schon bei meinen Untersuchungen an Coccidium schubergi war mir aufgefallen, daß nicht alle Sporonten sich in normaler Weise weiter entwickeln. Manche Cysten blieben einkernig und gingen allmählich durch körnigen Zerfall ihres Inhalts zugrunde, während dicht neben ihnen gelegene, also doch höchstwahrscheinlich unter denselben äußeren Bedingungen

befindliche, sich weiter entwickelten (1900, S. 263). Damals betonte ich bereits, es sei wenig wahrscheinlich, daß diese Entwicklungshemmung durch äußere Verhältnisse bedingt sei. Die inneren Gründe für diese Degeneration konnte ich aber nicht ausfindig machen.

Bei Cyclospora tritt diese Degeneration noch viel auffälliger in Erscheinung; besonders stark bei starken Infektionen. Wenn z. B. die Krankheit zum Tode des Maulwurfs führte, konnte ich beobachten, daß von den tausenden entleerten Cysten nur ein kleiner Prozentsatz sich normal entwickelte, während alle übrigen abstarben, ohne zur Sporogonie zu gelangen. Der Umstand, daß bei diesen starken Infektionen die Parasiten schon in jüngeren Stadien ihrer Entwicklung entleert werden, macht es leicht, die höchst interessanten und für die allgemeine Pathologie außerordentlich wichtigen Degenerationsvorgänge im Innern der Zelle von Anfang an zu verfolgen.

Sie schließen sich an die Bildung der Reduktionskörper an. Normalerweise werden, wie wir gesehen haben, durch zweimalige Teilung des Makrogametenkernes zwei Kerne abgeschnürt, die zugrunde gehen, indem sie sich kuglig abrunden, zusammenschrumpfen und allmählich resorbiert werden. Der Anfang der Degeneration der Zelle zeigt sich nun darin, daß die Reduktionskerne nicht sogleich absterben, sondern sich weiter teilen, während der reduzierte Kern degeneriert. Fig. 48 zeigt ein solches Stadium. Der reduzierte Kern (*N*) hat zwar sein Chromatin aufgelockert, ist aber kleiner als normalerweise (cf. Fig. 36) und trifft keine Anstalten zum Empfang des Mikrogameten, d. h. er bleibt kuglig abgerundet. Die beiden Reduktionskerne sind gleichzeitig in Teilung durch einfache Durchschnürung begriffen (*R*). Nachdem die vier Tochterkerne sich getrennt haben, schreiten sie sofort wieder zur Teilung und zwar wieder gleichzeitig (Fig. 49). Doch macht auch diese Kernvermehrung keinen normalen Eindruck, die Kerne lockern ihr Chromatin nicht auf, sind unregelmäßig gestaltet und lassen keine feinere Struktur erkennen. Nachdem die 8 Kerne sich voneinander gelöst haben, kann der eine oder andere noch weitere Ansätze zur Teilung machen und es auch zur Durchschnürung bringen, in den meisten Fällen tritt aber schon jetzt die Befruchtung ein. Die Mikrogameten dringen von allen Seiten in die Zelle ein und jeder sucht sich einen Kern, um mit ihm zu kopulieren (Fig. 50).

Der pathologische Charakter der ganzen Vorgänge tritt aber immer deutlicher hervor, die Konturen der Kerne werden unregelmäßiger, sie beginnen zu zerfallen, lockern sich nicht auf, sondern schrumpfen zusammen; auch die Mikrogameten, die nicht zur Verschmelzung mit Kernen gelangt sind, zerbröckeln schneller als bei der normalen Befruchtung. Trotz dieser Vorgänge im Innern des Plasmas ist die Zelle aber doch noch imstande, eine Cystenhülle zu bilden (Fig. 51). Während ein Teil der Kerne schon zerfallen ist und andere in Auflösung begriffen sind, findet man immer eine ganze Anzahl noch im Begriff, durch eine unregelmäßige Durchschnürung, die aber doch noch immer deutlich den Charakter einer Kernteilung trägt, sich zu vermehren (Fig. 51). Manche bringen es zur Durchschnürung, andere zerfallen im Hantelstadium. Kurz die Bilder, welche diese Kernvermehrung und Auflösung bietet, sind so mannigfaltig und variabel, daß man viele Tafeln damit anfüllen könnte. Sie erinnern lebhaft an die Erscheinungen der Karyolyse bei den Geschwülsten. Bald verliert auch das Protoplasma sein normales Aussehen, es treten braune Körner in ihm auf, seine Oberfläche wird unregelmäßig höckerig; der Körper des Parasiten schrumpft stark zusammen und es beginnt der Zerfall. Derselbe erinnert bisweilen noch an einen Furchungsprozeß, in dem um die noch erkennbaren größeren Kernreste das Plasma sich in geringen Quantitäten anhäuft (Fig. 52). Die braunen Körper im Plasma, die ich für Umwandlungsprodukte nach seinem Absterben halte, nehmen zu, bis schließlich die ganze Cysten-

hülle nur noch von unregelmäßigen, braunen, glänzenden Schollen und Brocken erfüllt ist, die hier und da noch Chromatinreste in ihrem Innern erkennen lassen (Fig. 53). Diese verschwinden schließlich auch, die Schollen werden dunkel, schwarzbraun, lösen sich voneinander und bleiben lose zerstreut in der sonst leeren Cystenhülle liegen. Sie sind außerordentlich widerstandsfähig gegen Säuren und Alkalien und bleiben lange Zeit in demselben Zustand, ohne weitere Veränderungen zu zeigen (Fig. 54). Ich halte sie für ähnliche Gebilde, wie die stark glänzenden Kugeln und Schollen bei der kolloiden Degeneration der Metazoenzellen.

Ähnliche Bildungen scheinen bei absterbenden Protozoen häufiger zu entstehen; bei Coccidien findet man z. B. oft in den Leberknoten, welche die Kaninchen-Coccidien bilden, den größten Teil der Cysten von solchen braunen Schollen erfüllt. Jüngst hat auch Léger (1900) bei einer Coelom-Coccidie, die besonders im Fettkörper eines Käfers (Olocrates abbreviatus Ol.) ihren Sitz hat, gezeigt, daß die mit bloßem Auge erkennbare braune Färbung des Gewebes von degenerierten Cysten herrührt. „Le corps de l'Olocrate infecté se faisait de suite remarquer par une pigmentation brunâtre bien visible à l'oeil après l'enlèvement des élytres. L'examen détaillé des différents organes me montra que cette pigmentation était localisée au tissu conjonctif et plus particulièrement au tissu graisseux qui était farci de kystes coccidiens. Parmi ceux-ci, un certain nombre étaient dégénérés, ayant subi une transformation d'apparence colloide avec coloration jaune brunâtre plus ou moins foncée de leur contenu, ce qui donnait au corps graisseux l'aspect pigmentée." Über die Ursachen, welche zu dieser kolloiden Degeneration führen, die vermutlich recht verschiedener Art sein werden, ist nichts Genaueres bekannt geworden.

Da auch bei den Neoplasmen der höheren Tiere und des Menschen ähnliche pigmentartige Degenerationsprodukte (ich erinnere nur an die Sarkome) der Zellen häufig beobachtet sind, dürfte das vergleichende Studium der Ursachen dieser Plasmadegeneration bei den der Untersuchung leichter zugänglichen einzeln lebenden Zellen der Protozoen besonderes Interesse darbieten.

Im Hinblick auf die Neoplasmen scheinen mir schon die hier geschilderten Ursachen der Degeneration von Cyclospora von einiger Bedeutung zu sein, insofern als sie zeigen, daß es auch ohne äußere Gründe, nur durch Störung des normalen Verhältnisses zwischen Kern und Protoplasma, zu Neubildungen in der Zelle kommen kann, die zum Untergang derselben führen.

Bekanntlich stehen sich bezüglich der Ätiologie der Geschwülste zwei Ansichten scharf gegenüber. Die eine nimmt als die Ursache der krankhaften Zellvermehrung und Degeneration spezifische Parasiten an, führt also die Krankheit auf äußere Gründe zurück; die andere sucht die Neubildungen aus der besonderen Beschaffenheit des Organismus zu erklären und nimmt innere, in der Organisation der Zellen und Gewebe gelegene Gründe an, eine Ansicht, der wohl zurzeit die meisten Pathologen sich zuneigen, weil es trotz der größten Anstrengungen nicht gelungen ist, in einwandsfreier Weise auch nur in einer einzigen Art der mannigfaltigen Neoplasmen spezifische Parasiten nachzuweisen. Das frische, kräftige Aussehen der Zellen im Beginn der Neubildung und die lebhafte Vermehrung derselben hat wohl zu der Ansicht geführt, daß diese Zellen sich vom embryonalen Gewebe herleiten, das sich in verschiedenen Geweben der ausgebildeten Organe in Form von inselartigen Komplexen in seinem ursprünglichen Charakter erhalten habe und nun bei irgendwelchen Reizen zu neuer Tätigkeit erwachen könne.

Zu wesentlich abweichenden Vorstellungen, trotz mancher Berührungspunkte ist vor kurzem R. Hertwig (1900), auch ausgehend von dem Studium der pathologischen Veränderungen einer Protozoenzelle (Actinosphaerium eichhorni), gekommen. Da seine Anschauungen für die Theorie der Geschwulstbildung einen neuen Gesichtspunkt liefern, der mir der Diskussion wert

erscheint, sei es mir gestattet, dieselben hier in Kürze zu reproduzieren, um so mehr, als Hertwigs Schrift an einem etwas schwer zugänglichen Ort publiziert ist.

Schon von den Infusorien her ist es bekannt, daß Zellen, wenn sie sich sehr lange nur auf ungeschlechtliche Weise vermehren, allerlei Rückbildungsvorgänge aufweisen, die wir unter der Bezeichnung „senile Degeneration“ zusammenfassen. Hertwig fand nun, daß bei Überernährung und zu starker ungeschlechtlicher Vermehrung von Actinosphaerium eine Kernhypertrophie auftritt, die sich in einer Überproduktion gewisser Kernsubstanzen bemerbkar macht und zur Ausbildung eines oder weniger Riesenkerne an Stelle der zahlreichen kleinen Kerne der normalen Zelle führt. Diese Kerne zeigen dann die Tendenz zu einer atypischen Vermehrung (durch Zerfall), die zum Untergang der Zelle führt. Hertwig faßt diese Vorgänge als senile Degeneration auf.

Auch bei Cyclospora kann man zu einer ähnlichen Vorstellung gelangen. Die Degeneration tritt nur bei den Zellen auf, die sich besonders lebhaft und lange auf ungeschlechtliche Weise vermehrt haben (wie wiederholt betont, finden sich die Degenerationserscheinungen besonders reichlich bei starken Infektionen auf der Höhe der Infektion, d. h. mit anderen Worten nach besonders lebhafter Vermehrung der Parasiten). Ebenso wie Hertwig, können wir annehmen, daß die Überanstrengung der Zellen durch die enorme Vermehrungstätigkeit die regulatorischen Einrichtungen der Zelle geschwächt hat, so daß Kerne, die im Plasma normalerweise vernichtet werden, lebensfähig bleiben und der zum Weiterleben bestimmte Kern zugrunde geht. Hinzu kommt noch, daß hier auch in dem normalen Reifungs- und Befruchtungsvorgang schon Momente enthalten sind, die dem Organismus Gefahr drohen und bei der durch die Überanstrengung hervorgerufenen, abnormen Tätigkeit den Untergang der Zelle beschleunigen. Bei Cyclospora finden wir zwei solcher Momente. Erstens die Tatsache, daß die Reduktionskörper nicht wie bei vielen anderen Gameten ausgestoßen werden, sondern im Plasma verbleiben und daher bei abnormer Vermehrung Nährmaterial finden. (Auch bei vielen Metazoeneiern können die Richtungskörper sich noch einige Male teilen und somit Ansätze zur Vermehrung zeigen: da sie aber nicht mehr im Verbande des Plasmas der Eizelle sind und keine Nahrung haben, bringen sie derselben auch keine Gefahr.) Das zweite gefahrbringende Moment ist die Polyspermie, die normalerweise der Zelle Nährmaterial liefert, bei der geschwächten Zelle aber, die nicht mehr die Resorption der Mikrogameten bewirken kann, den Untergang beschleunigt.

Hertwigs Gedankengang bezüglich der Auffassung der Neoplasmen ist nun folgender: „Embryonale Zellen sind Zellen, welche die Merkmale der befruchteten Eizelle bewahrt haben, bei welchen die das Zellenleben in normale Bahnen leitenden Einrichtungen besonders gekräftigt sind. Atypische Vermehrung ist vielmehr von senilen Zellen zu erwarten, weil die atypische Entwicklung nicht auf einem Plus von Lebensenergie, sondern auf einem Nachlassen der das Wachstum regulierenden Vorrichtungen beruht.“ Zur Unterstützung der Auffassung, daß die Zellen der Geschwülste einen senilen Charakter besitzen, führt Hertwig weiter aus: „Bösartige Geschwülste, Krebse im Sinne der früheren Kliniker, bei denen starke Zellwucherungen mit Neigung zum Untergang der wuchernden Zellen auftreten, sind bei jugendlichen Individuen selten und nehmen vom 40. Lebensjahre an ganz enorm an Häufigkeit zu. Unter diesen Geschwülsten geht ein ganz unverhältnismäßig großer Prozentsatz vom Epithel aus, so daß man die Bezeichnung „Krebs“ in der pathologischen Anatomie auf bösartige epitheliale Geschwülste eingeschränkt hat. Um die Tragweite dieser zweiten Erscheinung zu würdigen, muß man den Unterschied berücksichtigen, welcher bei der Ausübung der Funktion zwischen den Epithelien und den übrigen Geweben besteht. Bei den Epithelien sind es die Zellen selbst, welche

funktionieren; die einzelnen Epidermiszellen müssen sich in Hornsubstanz verwandeln, um den Körper zu schützen: die Zellen der Drüsen erzeugen die Sekrete, oft sich ganz zu solchen aufbrauchend. In allen übrigen Geweben dagegen ist die Funktion an Plasmaprodukte gebunden, an die Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, die Grundsubstanz von Bindegewebe, Knorpel und Knochen. Im Epithel müssen daher viel lebhaftere Teilungen vor sich gehen, um die Funktion zu unterhalten. Man kann wohl sagen, daß auf einem gegebenen Zeitpunkt die Zahl der Teilungen, welche Epithelzellen, vom Stadium der Befruchtung aus gerechnet, durchgemacht haben, viel größer ist als bei allen anderen Geweben.

„Von großem Interesse ist das Auftreten bösartiger Geschwülste an Stellen, die häufigen mechanischen und chemischen Reizen ausgesetzt sind und daher den Sitz chronischer Entzündungsprozesse abgeben. Wenn man es auch aufgegeben hat, in den besprochenen Schädlichkeiten die unmittelbare Ursache von carcinomatösen Geschwülsten zu erblicken, so wird wohl von den meisten Forschern zugegeben, daß sie die Entwicklung der Krankheit begünstigen. Eine solche prädisponierende Wirkung entzündlicher Prozesse würde dadurch verständlich werden, daß alle Entzündungen von lebhaften Zellteilungen begleitet sind und somit es begünstigen, daß die Zellen der entzündeten Stelle einen „senilen“ Charakter annehmen.

„Schließlich möchte ich noch hervorheben, daß es schwer ist, nach der Ansicht vieler Forscher sogar unmöglich, zwischen bösartigen und gutartigen Geschwülsten, zwischen Geschwülsten und entzündlichen Wucherungen scharfe Grenzen zu ziehen. Nach der Theorie vom parasitären Ursprung der Geschwülste, welche doch für jede Geschwulst einen spezifischen pathogenen Organismus anzunehmen gezwungen ist, sollte man solche scharfe Abgrenzungen erwarten; dieselben müssen dagegen fehlen, wenn die Geschwulstbildung auf einer gleichsam auf Abwege geratenen Zellentwicklung beruht.“

Diese Ansichten Hertwigs, die ich wegen ihrer Wichtigkeit hier ausführlich wiedergegeben habe, werden hoffentlich der Protozoenforschung die kräftige Anregung geben, die pathologischen Veränderungen der Protozoenzellen eingehend zu studieren und so ein Gebiet zu eröffnen, das bisher noch ganz vernachlässigt worden ist. Vielleicht ergeben sich dann auch noch andere Gesichtspunkte zur Beurteilung der Degenerationsvorgänge bei den Metazoenzellen, als die bei den Auseinandersetzungen Hertwigs in den Vordergrund tretende Idee der „senilen Degeneration“. Ein Moment, welches bei der Betrachtung der Cyclospora-Degeneration auftaucht, ist z. B. das phylogenetische, das ich hier nur kurz andeuten kann. Nach allen unseren Erfahrungen über die Befruchtung der Protozoen können wir annehmen, daß die Anisogamie, d. h. die Kopulation differenter Geschlechtszellen sich aus der Isogamie, der Verschmelzung gleichartiger Gameten entwickelt hat (Rhizopoden, Heliozoen, Gregarinen, Coccidien, Haemosporidien). Cyclospora, die normalerweise anisogame Befruchtung aufweist, sinkt bei der Degeneration auf die phylogenetische ältere Stufe der Isogamie zurück. Die Vielkernigkeit von Actinosphaerium ist wohl auch der phylogenetisch jüngere Zustand dieses Heliozoon; bei der Degeneration macht sich auch das Zurücksinken auf den älteren einkernigen Zustand der Zelle bemerkbar. Es erhebt sich die Frage, ob nicht auch der embryonale Charakter der Zellen bei den Neoplasmen irgend etwas mit diesem hier angedeuteten Zurücksinken auf eine phylogenetisch ältere Stufe zu tun hat. Besonders bemerkenswert scheinen mir in dieser Hinsicht auch die allmählich von der indirekten, mitotischen zur direkten und multiplen Kernteilung herabsinkenden Kernvermehrungsvorgänge bei der Degeneration der Geschwulstzellen zu sein.

Die natürliche Infektion des Maulwurfs.

Während es leicht gelingt, die Maulwürfe durch Verfütterung der reifen Coccidiencysten auf künstliche Weise zu infizieren, haben wir keine Möglichkeit, die Art der Infektion in der freien Natur direkt zu beobachten, weil ja der Maulwurf ein unterirdisches Leben führt und nicht bei seiner Nahrungsaufnahme und seiner sonstigen Tätigkeit verfolgt werden kann. Wir wissen, daß er Fleischfresser ist und sich hauptsächlich von Arthropoden und Würmern ernährt (in der Gefangenschaft nimmt er mit jeder Art von Fleischnahrung vorlieb), er huldigt auch dem Kannibalismus, bei den heftigen Kämpfen, die bei den Maulwürfen häufig zu beobachten sind, frißt der Sieger in der Regel den Besiegten auf. Hierbei liegt schon, wie bei den Lithobien, die Möglichkeit einer direkten Infektion vor, doch glaube ich, daß dieser Fall nur selten eintritt. Bei Lithobius habe ich nicht infizierte Individuen mit den Därmen infizierter gefüttert und so die ersteren infiziert, hierbei konnte festgestellt werden, daß die Infektion nicht nur durch die Cysten vermittelt wird, sondern daß alle im Darm lebenden Stadien sich in dem neuen Darm weiter entwickelten und nicht verdaut wurden. Beim Maulwurf habe ich aus Materialmangel leider nur einmal einen entsprechenden Versuch gemacht, aber mit dem entgegengesetzten Resultat, es kam nicht zu einer Infektion, sondern alle Coccidien wurden verdaut und ließen sich in den Faeces überhaupt nicht mehr nachweisen; es scheint also, als ob hier nur die Oocysten die Einwirkung des Speichels und Magensaftes überstehen.

Da der Maulwurf Fleischfresser ist, dürfte er nicht, wie viele omnivore Tiere, seinen eigenen Kot verzehren. Nach meinen Versuchen bleibt nur die Möglichkeit der Infektion durch die Nährtiere, also dieselbe Art, die ich bei den Lithobius-Coccidien feststellen konnte, übrig. Wie bereits früher erwähnt, kann man das Versuchstier leicht infizieren, wenn man die Cysten an Asseln verfüttert und diese bald darauf dem Maulwurf zu fressen gibt. Ich habe verschiedene ausgebildete Insekten und Larven, sowie Regenwürmer die infizierten, cystenhaltigen Maulwurffaeces fressen lassen. Die Untersuchung des Darminhaltes und der Faeces dieser Tiere zeigte, daß die Cyclospora-Cysten unversehrt bleiben. Ich glaube also, daß alle Nährtiere des Maulwurfs die Infektion vermitteln können, wenn sie Maulwurfkot verzehrt haben und bald darauf von einem anderen Maulwurf gefressen werden. Außerdem kann natürlich auch eine zufällige Verunreinigung der Nahrung von außen, wie es in dem Maulwurfsnest leicht geschehen kann, die Infektion von den Eltern auf die Jungen, welche ja von der Mutter gefüttert werden, übertragen.

Pathologisches.

Cyclospora caryolytica findet sich ausschließlich im Darmkanal des Maulwurfs und zwar bewohnt der Parasit alle Teile des Dünn- und Dickdarms vom Duodenum ab. Er dringt nicht nur in die Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhaut ein, sondern greift auch die dort sich aufhaltenden Leukocyten an und zerstört selbst die Bindegewebszellen der Submucosa, so daß in schweren Krankheitsfällen der Darmkanal auf große Strecken ganz von der Schleimhaut entblößt wird und dann nur einen ganz zartwandigen Schlauch darstellt. Bei schwächerer Infektion bietet der Darmkanal ähnliche Bilder wie bei der Kaninchen-Coccidiose; inselförmige gerötete Stellen, hier und da Verdickungen der Schleimhaut, flüssiger, weißlich gelber Darminhalt. Wie wiederholt erwähnt, führt die Krankheit meist zum Tode des Maulwurfs; wird die

Höhe der Infektion, d. h. die Differenzierung der Parasiten zu Geschlechtszellen überstanden, so tritt unter lebhafter Epithelregeneration stets bald Heilung ein, indem alle Parasiten in ihrem Dauerzustand entleert werden. Durch einmaliges Überstehen der Krankheit erlangt der Organismus keine Immunität, er kann jederzeit wieder infiziert werden. Die Leber, die bei der Coccidiose der Kaninchen fast stets mit infiziert wird, habe ich beim Maulwurf immer frei von Parasiten gefunden.

Im Beginn der Krankheit bemerkt man eine auffallende Trägheit des sonst unausgesetzt wühlenden Maulwurfs; er verkriecht sich in die Erde und bleibt stundenlang ruhig liegen. Während er sonst außerordentlich gefräßig ist, nimmt er nur wenig Nahrung auf; dann beginnen, meist schon am 2. oder 3. Tage nach der Infektion heftige Diarrhöen. Die Faeces sehen weißlich aus und haben infolge der reichlichen Beimischung von zerfallenden Epithelien und Parasiten schleimige Konsistenz. Oft wird das Tier von heftigem Zittern befallen, das lange anhalten kann und im weiteren Verlauf in immer kürzeren Pausen auftritt. Versuche zu scharren oder überhaupt sich zu bewegen mißlingen, das Tier fällt auf die Seite und liegt oft stundenlang mit krampfartig ausgestreckten Extremitäten, bis dann schließlich nach einem heftigen Schütteln des ganzen Körpers der Tod eintritt.

Das allgemeine Krankheitsbild der Maulwurfs-Coccidiose stimmt nach diesen kurzen Bemerkungen gut mit den an anderen Säugetieren, besonders dem Kaninchen und der Maus gewonnenen Erfahrungen überein. Während aber besonders beim Kaninchen die Intensität der Erkrankung großen Schwankungen unterworfen ist, bedingt die rapide Vermehrung der Parasiten beim Maulwurf und die eigenartige Form des Parasitismus in den Zellkernen eine schnellere Zerstörung der Schleimhaut und damit eine Neigung zum letalen Ausgang der Krankheit.

Von besonderem Interesse ist das ausschließliche Vorkommen des Parasiten in den Zellkernen der infizierten Zellen, meines Wissens bisher der einzige Fall von obligatem Kernparasitismus; denn bei den bisher bekannten Fällen von Kernparasitismus (Coccidium salamandrae [Steinhaus]; C. proprium [Schneider]) macht der Parasit auch ebenso häufig wie im Kern seine Entwicklung im Plasma durch, man kann hier also nur von einem fakultativen Kernparasitismus sprechen.

Die Veränderungen, welche der Kern der infizierten Zelle beim Wachstum des Parasiten erleidet, sind bei der Infektion mit Cyclospora caryolytica sehr charakteristisch. Da alle Entwicklungsstadien, die männlichen und weiblichen Schizonten, die Mikrogametocyten und Makrogameten die gleiche Wirkung ausüben, genügt eine einmalige Besprechung des Vorgangs. Der eindringende Sichelkeim (Sporozoit, ♂ oder ♀ Merozoit) bringt schon eine Verschiebung und Zerstörung des Kerngerüstes auf einfach mechanischem Wege durch seine Bewegungen hervor (Taf. XIX, Fig. 3). Beim Wachstum des Parasiten, das zunächst auf Kosten des Zellkerns und dann auch des Plasmas stattfindet, wird allmählich das fein alveoläre Liningerüst im Kern gelöst, es treten größere Vacuolen auf (Fig. 4, 22), die chromatische Substanz verschmilzt zu gröberen Klumpen oder zu diffus färbbaren unregelmäßigen Balken und Strängen. Das Volumen des Kerns wird unter Flüssigkeitsaufnahme aus dem Protoplasma vergrößert, oft um das 6—10fache seines ursprünglichen Durchmessers (Fig. 14, 18, 20, 21, 24 usw.). Das im Kern diffus zerstreute Chromatin wird viel langsamer gelöst als die achromatischen Kernbestandteile; es wird allmählich nach der Peripherie des Kerns zusammengedrängt und an der Kernmembran in siebartig durchbrochenen Platten oder in groben, netzförmig angeordneten Strängen niedergeschlagen (Fig. 7, 10). Schließlich wird der ganze Kern in eine riesige Vacuole verwandelt, in deren Inneren der Parasit schwimmt. Die Kernmembran mit spärlichen an-

haftenden Chromatinresten bildet den ganzen Überrest des Kerns (Fig. 18—21, 24 usw.). Das Plasma der infizierten Zelle macht während der gewaltigen Ausdehnung des Kerns einen entgegengesetzten Prozeß durch, es wird resorbiert und schrumpft zusammen. Wie erwähnt, erfolgt die enorme Flüssigkeitsaufnahme des Kerns auf Kosten des Plasmas; es verliert seine alveoläre Struktur, wird erst feinkörnig, dann hyalin und stärker lichtbrechend (infolge der Flüssigkeitsabgabe) und schrumpft allmählich zu einer dünnen den Kern umhüllenden Schicht zusammen (Fig. 7, 18—21, 23).

Eine ähnliche Art der Kern- und Zelldegeneration kennt man bisher nur bei den Coccidien des Salamanders und der Tritonen. Dieselbe ist von Steinhaus [88, 89] und Drüner [94] recht gut studiert worden[1]). Auch hier wird der Kern ganz zerstört. Am Schlusse des Parasitenwachstums kommt es dazu, „daß vom Wirtskerne nur noch die Membran intakt bleibt, alles übrige ist vom Parasiten verzehrt worden und er liegt jetzt von der Kernmembran umschlossen, an Stelle des früheren Zellkerns“ (Steinhaus [89] S. 179). Gegenüber den Vorgängen bei Cyclospora macht sich aber der wesentliche Unterschied bemerkbar, daß der Parasit selten größer wird als der normale Zellkern, es kommt daher nicht zu einer so starken Ausdehnung des letzteren, die Läsionen der Zelle sind viel geringere; auch wenn der Parasit seinen Sitz im Plasma hat, bleibt er kleiner als die Wirtszelle und füllt nur eine Vacuole in derselben aus (cf. Doflein, 1901, S. 110—111).

Der hier geschilderte Kernparasitismus bewirkt außerordentlich schnell den Untergang der Zelle. Der ganze Vorgang der Degeneration weicht stark von dem ab, welchen wir bei dem Zellparasitismus der übrigen Coccidien kennen. Bei Coccidium schubergi z. B. dringt der Parasit bis zur Oberfläche des Kerns in der Zelle vor. Durch seine Bewegungen versetzt er die Wirtszelle in einen Reizzustand und veranlaßt ein lebhaftes Wachstum derselben, sie dehnt sich hypertrophisch aus, auch ihr Zellkern beteiligt sich an dieser Größenzunahme. Bei Cyclospora bemerkt man nichts derartiges; ebenso fehlt da die fettige Degeneration, die sich an die Hypertrophie der Wirtszelle bei Coccidium anschließt. Nur das Endresultat ist in beiden Fällen gleich, die infizierte Zelle geht unfehlbar zugrunde.

Bei starker Erkrankung ist die mehrfache Infektion eines Zellkernes sehr häufig; man kann hierbei die verschiedensten Stadien nebeneinander in demselben Kern vorfinden. Fig. 24 gibt zahlreiche Beispiele hierfür; 5—6 Parasiten findet man da in einem Zellkern, Makrogameten, Mikrogametocyten nebeneinander, so daß der Befruchtung gar keine Hindernisse entgegenstehen. Ähnliche Bilder kann man auch bei den Stadien der Schizogonie finden. — Während der rapiden Vermehrung der Parasiten kann die Epithelregeneration der Epithelzerstörung nicht die Wage halten, es kommt zur Erkrankung des Organismus. Wie bereits bei Coccidium schubergi bewiesen wurde, liegt die Erklärung für die spontane Heilung der Coccidiose in der Tatsache, daß die ungeschlechtliche Vermehrung eine Grenze hat. Die Befruchtung hat einen die Vermehrung sistierenden Einfluß; die Oocysten werden allmählich entleert, die Epithelregeneration führt schnell zur Heilung der Darmwunden. Da bei Cyclospora die Vermehrung der Parasiten sehr schnell erfolgt, tritt die Krankheit sehr plötzlich in ein akutes Stadium. Infolge der übermäßigen Vermehrung tritt dann aber auch ziemlich schnell die Befruchtung ein, so daß der Organismus, wenn er das akute Stadium überstanden hat, außerordentlich schnell gesund wird. Recidive (ohne Neuinfektion) habe ich nicht beobachtet.

[1]) Nachdem schon vorher von Flemming [87] und Herrmann [89] die Kerndegeneration ohne Kenntnis der parasitären Ursachen beschrieben war. Ausführliche Literatur über dieses Thema findet sich bei Drüner [94].

Literatur.

Berlese, A. [98, 99], Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti, in: Riv. Patol. Vegetale, vol. 6, 1898, p. 353—368, vol. VII, 1899, p. 1—18.

Blanchard, R. (1900), Les Coccidies et leur Rôle pathogène, in: Causeries scientifiques de la Soc. Zool. France. Année 1900, Nr. 5.

Blochmann [94], Über die Kernteilung bei Euglena, in: Biol. Zentralbl., vol. 14, 1894, p. 194—197.

Cuénot, L. (1901), Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines, in: Arch. Biol, vol. 17, 1900, p. 580—652.

Doflein, F. (1901), Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena (Gustav Fischer) 1901.

Drüner, L. [94], Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellendegeneration und ihrer Ursache, in: Jena. Z. Naturw., vol. 28, 1894, p. 294—325.

Eimer, Th. [70], Über die ei- und kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg, 1870, p. 1—58.

Flemming, W. [87], Neue Beiträge zur Kenntnis d. Zelle, in: Arch. mikrosk. Anat., vol. 29, 1887, p. 446.

Grassi, B. (1901), Die Malaria. Studien eines Zoologen. II. Aufl. Jena (Gustav Fischer) 1901.

Häcker, V. [99], Die Reifungserscheinungen, in: Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch., vol. 8, 1899.

Handlirsch, A. (1900), Die Verwertung überschüssiger Spermatozoen im Organismus weiblicher Insekten, in: Verh. zool. bot. Ges. Wien, 1900 (Referat von Berlese [98, 99]).

Hermann, F. [88], Beiträge zur Histologie des Hodens, in: Arch. mikrosk. Anat., vol. 34, 1889, p. 100.

Hertwig, R. [99], Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni, in: Abh. Ak. München; Cl. II. vol. 19, Abt. 3, 1899, p. 633.

— (1900), Über physiologische Degeneration bei Protozoen, in: Sitzber. Ges. Morph. Phys. München, 1900, Heft 1.

Keuten, J. [95], Die Kernteilung von Euglena viridis, in: Z. wiss. Zool., vol. 60, 1890.

Labbé, A. [96], Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies, in: Arch. Zool. expér., ser. 3, vol. 4, 1896.

— [99], Sporozoa, in: Das Tierreich, eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. Berlin 1899, Lief. 5.

Lang, A. (1901), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Aufl. 2. Lief.: Protozoa. Jena (Gustav Fischer) 1901.

Laveran, A. [98a], Sur les modes de reproduction de Klossia helicina (Schneider), in: C. R. Soc. Biol. Paris, ser. 10, vol. 5, 1898.

— [98b], Sur les modes de reproduction d'Isospora Lacazei, in: C. R. Soc. Biol. Paris, ser. 10, vol. 5, 1898.

Laveran, A. u. Mesnil, F. (1901), Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes, in: C. R. Soc. Biol. Paris, ser. 10 (Séance du 29 mars 1901).

Léger, A. [98], Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues, in: Bull. Mus. Marseille, vol. 1, fasc. 1, 1898.

— [98a], Sur les microgamètes de Coccidies, in: C. R. Soc. Biol. Paris. Juin 1898 (ser. 10, vol. 5).

— [98b], Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies, in: Arch. Zool. expér., ser. 3, vol. 6, 1898. Notes et Revue, p. XX—XXVI.

— (1900), Sur le genre Eimeria, in: C. R. Soc. Biol. Paris. Juin 1900 (Separatum).

— (1900a), Le genre Eimeria et la classification des Coccidies, in: C. R. Soc. Biol. Paris. Juin 1900 (Sep).

— (1900b), Sur la Présence d'une Coccidie coelomique chez Olocrates abbreviatus Ol. in: Arch. Zool. expér. 1900. Notes et Revue, Nr. 1—2.

— (1901), Sur la morphologie des éléments sexuels chez les Grégarines Stylorhynchides, in: C. R. Ak. Paris. Juin 1900 (Separatum).

Leuckart, R. [79], Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl., vol. 1. Leipzig und Heidelberg, 1879—1886.

Lühe, M. (1900), Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. (Erweiterter Separatabdruck aus Zentralbl. Bakt., vol. 27—28). Jena (Gustav Fischer), 1900.

Mesnil, F. [99a], Coccidies et Paludisme. I. Partie, in: Revue gén des Sc., vol. 10, Nr. 6. Mars. 1899.

— [99b], Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires, in: Cinquantenaire Soc. Biol. Paris, vol. jubilaire (27. X. 1899).

Pérez, Ch. [99], Sur une coccidie nouvelle, Adelea mesnili (n. sp.), Parasite coelomique d'un Lépidoptère, in: C. R. Soc. Biol. Paris, sér. 11, vol. 1, 1899, p. 694—696.

Pfeiffer, L. [91], Die Protozoen als Krankheitserreger. II. Aufl. Jena (Gustav Fischer) 1891.

Pfeiffer, R. [92], Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. Berlin (Hirschwald) 1892.

Schaudinn, F. [94], Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia dujardini Schultze), in: Sitzber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1894, Nr. 1 und in: Naturw. Wochenschr., vol. 9, Nr. 14, p. 169, Fig. 1—6.

— [94a], Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber, in: Sitzber. Ak. Berlin, 1894, p. 1029—1036.

— [96], Über die Kopulation von Actinophrys sol. Ehrbg., in: Sitzber. Ak. Berlin, 1896, p. 83—89.

— [98], Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung, in: Sitzber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1898, p. 159—178.

— [99], Der Generationswechsel der Coccidien und Haemosporidien, in: Zool. Zentralbl., vol. 6, 1899, p. 765—783.

— [99a], Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn., in: Abh. Ak. Berlin, 1899, Anhang.

— (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb. Abt. f. Morph., vol. 13, 1900, p. 197—292. T. 13—16.

Schaudinn, F. u. Siedlecki, M. [97], Beiträge zur Kenntnis der Coccidien, in: Verh. Deutsche Zool. Ges. 1897, p. 192—203.

Schneider, Aimé [81], Sur les psorospermies oviformes des Coccidies, in: Arch. Zool. expér., vol. 9, 1881.

Schuberg, A. [92], Über Coccidien des Mäusedarms, in: Sitzber. Phys.-Med. Ges. Würzburg, 1892, p. 65—72.

— [95], Die Coccidien aus dem Darme der Maus, in: Verh. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg. N. F. vol. 5, 1895, p. 369—96.

Siedlecki, M. [98], Reproduction sexuée et cycle évolutif de la Coccidie de la seiche (Klossia octopiana Schn.), in: C. R. Soc. Biol. Paris, 1898, Mai.

— [98a], Reproduction sexuée et debut de la sporulation chez la Coccidie des Triton (Coccidium proprium), in: C. R. Soc. Biol. Paris, 1898, Juin.

— [98b], Etude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche, in: Ann. Inst. Pasteur, 1898, p. 799—836.

— [99], Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider, in: Ann. Inst. Pasteur, 1899, Février.

— [99a], Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae R. Lank, in: Bull. intern. Ac Cracovie, 1899, Décembre.

Simond, P. L. [97], L'évolution des sporozoaires du genre Coccidium, in: Ann. Inst. Pasteur, vol. XI, 1897, Mai.

Steinhaus, J. [89], Kariophagus Salamandrae. Eine in den Darmepithelzellkernen parasitisch lebende Coccidie, in: Arch. path. Anat., vol. 115, p. 176 - 184, 1889.

— [91], Cytophagus tritonis. Eine in den Darmepithelzellen parasitisch lebende Coccidie, in: Zentralbl. Bakt., vol. 9, 1891, p. 50—52.

Stieda, L. [65], Über die Psorospermien der Kaninchenleber und ihre Entwicklung, in: Arch. path. Anat., vol. 32, 1865, p. 122—39.

Wasielewski, von [96], Sporozoenkunde. Jena (Gustav Fischer) 1896.

— [98], Über geißeltragende Coccidienkeime, in: Zentralbl. Bakt., vol. 24, 1898, p. 71—78.

Wasielewski, v. u. Senn, G. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes, in: Z. f. Hyg., vol. 33, 1900, p. 444—472.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenprismas nach dem lebenden Objekt entworfen. Die im Bleifederton gezeichneten Figuren sind auch nach dem lebenden Objekt ausgeführt, bei den farbigen wurden die Einzelheiten in die nach dem Leben entworfenen Skizzen nach genauerem Studium der gefärbten Präparate eingetragen.

Es wurde ein Mikroskop von Zeiß mit dem apochromatischen Objektiv homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 2, 4, 6, 8, 18 benutzt.

Tafel XIX.

Fig. 1—21, 22, 23 Vergr. ca. $^{2000}/_1$, Fig. 21*a*—*c* Vergr. ca. $^{2500}/_1$.

Alle Figuren (mit Ausnahme von Fig. 2) beziehen sich auf Cyclospora caryolytica Schaud. aus dem Darme von Talpa europaea L.

Fig. 1. Sporozoit, der soeben aus der Cyste ausgeschlüpft ist.

Fig. 2. Normale Epithelzelle aus dem hinteren Teile des Dünndarms von Talpa europaea L.

Fig. 3. Sporozoit in den Kern einer Darmepithelzelle eindringend.

Fig. 4. Der eingedrungene Sporozoit hat sich abgerundet und beginnt unter Zerstörung des Zellkerns der Epithelzelle zu einem ♀ Schizonten heranzuwachsen.

Fig. 5. Herangewachsener ♀ Schizont. (Ohne die Wirtszelle.)

Fig. 6. Zellkern eines ♀ Schizonten mit umgebendem Plasma in Teilung zur Schizogonie.

Fig. 7. Halberwachsener ♀ Schizont in Kernvermehrung zur Schizogonie. Wirtszelle mitgezeichnet (im optischen Durchschnitt), um die durch den Parasiten bewirkten Zerstörungen im Zellkern und die Degeneration des Plasmas zu zeigen.

Fig. 8. Beginn der Schizogonie eines ♀ Schizonten. Die Kernvermehrung ist beendet; die Anlagen der Merozoiten fangen an, sich als Buckel über die Oberfläche des Schizonten hervorzuwölben. (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 9. Vollendete Schizogonie eines ♀ Schizonten. Einzelne ♀ Merozoiten lösen sich bereits von dem kleinen Restkörper des ♀ Schizonten ab. (Wirtszelle nicht mitgezeichnet.)

Fig. 9*a*. Freie ♀ Merozoiten (nach Präparaten), 9*b* nach dem Leben, 9*c* in Bewegung.

Fig. 10. Ein Zellkern mit 2 Parasiten (Schizonten), von der Oberfläche, um die netzförmige Anordnung der Kernsubstanzreste an der Kernmembran zu zeigen (Zellplasma nicht gezeichnet).

Fig. 11. Junger ♂ Schizont, ausgezeichnet durch Anhäufung kleiner, stark lichtbrechender Körner im alveolären Plasma. (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 12. ♂ Schizont in Kernvermehrung zur Schizogonie. (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 13. Beginn der Schizogonie eines ♂ Schizonten. Die Merozoiten-Anlagen wölben sich im Gegensatz zur Schizogonie des ♀ Schizonten (Fig. 8) nicht über die Oberfläche hervor, sondern der ganze Körper des ♂ Schizonten wird ohne Restkörper in die Merozoiten zerspalten, deren Grenzen man schon in dieser Figur wahrnimmt. (Wirtszelle nicht gezeichnet)

Fig. 14. Vollendete Schizogonie des ♂ Schizonten. Die durch Zerfall des ♂ Schizonten entstandenen ♂ Merozoiten bewegen sich in der Kernhöhle der Wirtszelle und schicken sich an, dieselbe, nachdem sie die Kernmembran durchbrochen, zu verlassen.

Fig. 14*a*, *b*. Zwei freie ♂ Merozoite, *a* nach dem Leben, *b* nach Präparaten.

Fig. 15. Junger Mikrogametocyt, entstanden aus einem ♂ Merozoiten (noch erkennbar an den stark lichtbrechenden Körnchen im dichteren, stärker färbbaren Plasma). (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 16. Herangewachsener Mikrogametocyt in Kernvermehrung zur Mikrogametenbildung (I. Stadium). Das Karyosom hat sich vermehrt, ebenso das Chromatin; beide Substanzen werden nach Auflösung der Kerngrenze im Plasma zerstreut (multiple Kernvermehrung). (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 17. Kernvermehrung des Mikrogametocyten (II. Stadium). Die Tochterkaryosome haben sich auf der Oberfläche der Zelle verteilt; um dieselben beginnt sich das Chromatin in Form von kleinsten Körnchen innerhalb von hellen Höfen anzusammeln. (Wirtszelle nicht gezeichnet.)

Fig. 18. Die Kernvermehrung des Mikrogametocyten ist vollendet. Um jedes Karyosom hat sich das Chromatin in Form unregelmäßiger Stränge und Brocken verdichtet.

Fig. 19. Die Zellkerne beginnen sich in die Länge zu strecken, wobei jeder sein Karyosom ausstößt.

Fig. 20. Mikrogametenbildung fast vollendet.

Fig. 21. Die Mikrogameten haben sich von der Oberfläche des großen Restkörpers abgelöst und bewegen sich in der aufgeblähten Kernhöhle der Wirtszelle umher.

Fig. 21*a*—*c*. Mikrogameten in verschiedenen Stadien der Bewegung; *a*, *b* nach dem Leben, *c* nach Präparaten.

Fig. 22. Junger Makrogamet im Kern der Wirtszelle.

Fig. 23. Herangewachsener Makrogamet, kurz vor der 1. Reduktionsteilung des Kerns.

Tafel XX.

Fig. 24. Vergr. $^{700}/_1$, Fig. 46*a—d* Vergr. $^{1000}/_1$, alle übrigen Figuren Vergr. $^{2000}/_1$.

Alle Figuren beziehen sich auf Cyclospora caryolytica Schaud.

Fig. 24. Ein Stück des Dünndarmepithels von Talpa europaea von der Fläche gesehen mit einer inselartigen Anhäufung der Parasiten. Höhe der Infektion, Tod des Wirtstiers. Man bemerkt nur Geschlechtsformen, Mikrogametocyten in Kernvermehrung, Mikrogameten-Gruppen, heranwachsende und reife Makrogameten, aber keine Stadien der Schizogonie mehr. In manchen Zellkernen liegen 4—5 Parasiten.

Fig. 25—30. Kernveränderungen des Makrogameten vor der ersten Reduktionsteilung (cf. Text).

Fig. 31—34. Erste Reduktionsteilung des Makrogameten-Kerns.

Fig. 35. Zweite Reduktionsteilung des Makrogameten-Kerns. R = 1. Reduktionskern.

Fig. 36. Befruchtung des Makrogameten. Ein Mikrogamet dringt durch den Empfängnishügel ein. R = Reduktionskerne.

Fig. 37. Copula. Die ♂ und ♀ Kerne beginnen zu verschmelzen. Außer dem befruchtenden Mikrogameten sind auch andere in das Plasma des Makrogameten eingedrungen; dieselben zerfallen allmählich und werden als Nährmaterial resorbiert. R = die in Rückbildung begriffenen Reduktionskörper.

Fig. 38. Oocyste. Das Synkaryon oder der Verschmelzungskern hat spindelförmige Gestalt angenommen. Die überschüssigen Mikrogameten und die Reduktionskörper (R) werden resorbiert.

Fig. 39. Fertige Oocyste. Der Kern hat sich abgerundet und in die Mitte der Zelle begeben, das Plasma hat sich stark kontrahiert und von der Cystenhülle zurückgezogen.

Fig. 40. Kernteilung zur Sporoblastenbildung.

Fig. 41. Beginn der Teilung der Zelle in die beiden Sporoblasten.

Fig. 42. Die Sporoblasten haben sich voneinander getrennt.

Fig. 43. Die Sporoblasten haben sich durch Abscheidung einer Hülle zu Sporocysten entwickelt.

Fig. 44. Kernteilung zur Sporozoitenbildung. In der Sporocyste links Kern im Hantelstadium, Restkörperanlagen getrennt; rechts Kern geteilt, Restkörperanlagen im Begriff zu verschmelzen.

Fig. 45. Restkörperanlagen verschmolzen, Kerne an die spitzen Pole der Sporocysten gerückt.

Fig 46. Reife Oocyste. Der Sporocysteninhalt hat sich in die beiden Sporozoiten und den Restkörper differenziert.

Fig. 46*a—e*. Vier Oocysten mit Sporocysten in verschiedenen Stellungen.

Fig. 47. Ausschlüpfen der Sporozoiten im Dünndarm des Maulwurfs.

Fig. 48—54. Sieben aufeinander folgende Stadien der pathologischen Veränderungen und des Absterbens der Coccidien (cf. Text).

II.[1]) Plasmodium vivax (Grassi u. Feletti), der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen.

Hierzu Tafel XXI—XXIII.

Einleitung.

Bald nachdem die ersten Mitteilungen der amerikanischen (Opie, McCallum), englischen (Manson, Ross) und italienischen (Grassi, Dionisi, Bastianelli, Bignami, Celli u. a.) Malariaforscher über die neuen Entdeckungen des Generations- und Wirtswechsels der Haemosporidien bekannt

---

[1]) I, vgl. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. XVIII, Heft 3, 1902.

geworden waren und auch von deutscher Seite (R. Koch, Ziemann u. a.) bestätigt wurden, machte ich in einer Zusammenstellung dieser neuen Ergebnisse mit denen der Coccidienforschung auf die Übereinstimmung der Resultate aufmerksam, indem ich die beiden Zeugungskreise in ihren einzelnen Stadien eingehend verglich [99 b, c].

Zugleich legte ich dar, daß die Coccidienforschung ihr Ergebnis, die Aufstellung eines geschlossenen Entwicklungszyklus, schon erreicht hätte, als die Malariaforschung damit begann, und daß die erstere in der Feststellung der Einzelheiten der Entwicklung weiter fortgeschritten sei, so daß sie der Haemosporidenforschung als Wegweiser dienen könne. Daß diese Auseinandersetzungen berechtigt waren, hat die neuere Malariaforschung bewiesen. Besonders deutlich tritt dies in der größten und eingehendsten neueren Malariaarbeit, der Monographie Grassis (1900, 1901) zutage. Trotz der zahlreichen neueren Forschungen über die Haemosporidien halte ich auch heute noch die Coccidienforschung für weiter fortgeschritten. Der Entwicklungskreis der Coccidien weist weniger Lücken auf als der der Haemosporidien. — Nachdem ich selbst mich mehrere Jahre an der Erforschung des Generationswechsels der Coccidien beteiligt und in einigen Abhandlungen ([97; 99 b, c] 1900) darüber Rechenschaft abgelegt hatte, empfand ich den Wunsch, auch an die Untersuchung der Haemosporidien mit den Methoden und Gesichtspunkten, welche meine früheren Protozoenstudien ergeben hatten, heranzutreten. Ich begann schon 1898 eigene Untersuchungen über verschiedene dieser Organismen, mußte mich aber wegen Materialmangels auf die Parasiten der Vögel und Kaltblüter beschränken. Einige kleine Beiträge hierzu habe ich schon in einer vorläufigen Mitteilung [99b] erwähnt, nach Mitteilung meiner Untersuchungen über die menschlichen Malariaparasiten hoffe ich auch die Resultate jener Untersuchungen ausführlicher darstellen zu können.

In Berlin konnte ich nur spärliches Material für das Studium der menschlichen Malariaerreger gewinnen. Im Februar 1901 wurde ich durch den Herrn Staatssekretär des Innern nach Rovigno entsandt, mit dem Auftrage, Untersuchungen über Protozoen anzustellen. Hier, in einem malariareichen Lande, litt ich keinen Mangel an Material und begann sofort die Untersuchung der verschiedenen Arten der Parasiten.

Meine Resultate werde ich in einer Reihe von Einzelabhandlungen mitteilen und beginne mit der Darstellung des Tertianparasiten, über den ich bisher am eingehendsten, infolge reichlichen Materials, arbeiten konnte.

Die Literatur über die neuere Malariaforschung kann ich bei diesen Einzeldarstellungen nicht ausführlich behandeln. Ich hoffe dies in einem späteren, allgemeinen und vergleichenden Teil zu tun. Die Ergebnisse der Haemosporidienforschung sind überdies in so ausgezeichneten Zusammenfassungen literarisch und kritisch dargestellt, daß ich nur auf einige derselben verweisen will. Wie erwähnt, habe ich selbst 1899 eine kurze Zusammenfassung gegeben [99 b, c]. Die ausführlichsten Übersichten finden sich bei Nuttall ([99] 1900), Lühe (1900) und Mannaberg [99][1]). Besonders die Arbeit Lühes steht, was gesunde Kritik und Übersichtlichkeit anbelangt, nach meinem Urteil an der Spitze. Aber selbst in den neuen Lehrbüchern, wie in denen von Lang (1900), Doflein (1901), Ziegler (1901), Ruge (1901 b) ist die neue Literatur schon gut verwertet.

[1]) Vgl. ferner Blanchard (1900), Celli (1900 a), Christy (1900), Grassi (1900, 1901), Kerschbaumer (1901), R. Koch ([99] 1900), M. Koch u. Coenen (1901), Laveran [99], Libbertz [99], Mesnil [99] u. a. Eine ziemlich vollständige Bibliographie der Haemosporidien bis 1899 bringt Hagenmüller [99].

Indem ich auf diese Darstellungen verweise, verzichte ich auf weitere Vorbemerkungen. Ich setze die Kenntnis des Zeugungskreises der Haemosporidien voraus und beginne sofort mit der speziellen Schilderung meiner eigenen Beobachtungen.

Untersuchungsmaterial.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich an dieser Stelle mein sämtliches, bisher gewonnenes Material der Malariaparasiten, nicht nur das des Plasmodium vivax, zusammenstellen, in meinen späteren Abhandlungen über die beiden anderen Parasiten werde ich dann nur auf diesen Abschnitt verweisen.

1. Material für das Studium der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und Gametenbildung der Parasiten im Körper des Menschen.

Schon im Jahre 1896 hatte ich begonnen, Untersuchungsmaterial für das morphologische Studium der Malariaparasiten zu sammeln. Gelegenheit dazu bot mir der Aufenthalt in der I. medizinischen Klinik der Universität Berlin beim Studium der Leydenia gemmipara [96]. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Bein, der damals gerade mit Malaria-Studien beschäftigt war, konnte ich Tertianaparasiten nicht nur lebend beobachten, sondern auch eine Reihe von Präparaten anfertigen. Es handelte sich um einheimische Tertiana, der Patient stammte aus der Weichselniederung. — 1897 und 1898 erhielt ich wiederholt Serien von Präparaten der Wilhelmshavener Tertiana durch Herrn Marine-Stabsarzt Dr. Ziemann, dem ich auch die ersten, nach seiner verbesserten Romanowskyschen Methode gefärbten Präparate verdanke. Im Jahre 1899 konnte ich einiges Material in Charlottenburg bei Berlin selbst sammeln. Vor der Melioration des bei Westend gelegenen versumpften Lietzensees war in der Umgebung desselben Tertiana im Frühjahr und Herbst nicht selten. Ich kam zu der Entdeckung dieses kleinen Malariaherdes in unmittelbarer Nähe von Berlin durch die plötzliche Erkrankung einer Freundin meiner Schwester an typischer Tertiana. Die junge Dame hatte während des Juni und Juli häufig am Vormittag und auch am Nachmittag bis zur Dämmerung in einem Kahn an dem schilfigen Ufer des Lietzensees gemalt und erkrankte Anfang August recht heftig an einfacher Tertiana, die bald einer energischen Chininkur wich. Meine Erkundigungen in der näheren Umgebung des Sees ergaben im August noch weitere 6 Fälle von Tertiana. Der Gärtner des Parkes und seine Familie, die alle an Wechselfieber litten, erzählten, daß sie im Frühjahr (April—Mai) regelmäßig einige Fieberanfälle hätten. Eine Neuinfektion konnte bei einem Gerichtsbeamten, der häufig gegen Abend auf dem Lietzensee angelte, festgestellt werden. Bei genauer Untersuchung des Sees fand ich nicht nur die Larven und Puppen von Anopheles claviger in großer Menge, sondern ich fing auch im Schilf an den Ufern, in den Lauben des Parkes und in der Wohnung des Gärtners eine reiche Menge von Imagines dieser Mücke und stellte mit diesem Material die ersten experimentellen Nachforschungen der Ross und Grassischen Entdeckungen über die Entwicklung der Tertianparasiten im Darm der Mücke an. Ferner erhielt ich im Jahre 1900 Material von indischer Malaria durch Herrn Sanitätsrat Dr. Däubler, Berlin. Das Hauptmaterial für die folgenden Untersuchungen wurde aber auch hier in Rovigno gesammelt. Seit Anfang April 1901 habe ich alle mir zugänglichen Malariafälle in diesem ganz durchseuchten Gebiet für die morphologischen Studien an den Parasiten verwertet. Für die

experimentellen Untersuchungen war besonders wertvoll, daß ich im eigenen Hause und sogar in der eigenen Wohnung jederzeit über Tertiana-Material verfügte. Mein Dienstmädchen litt während des ganzen Frühsommers an Tertianarecidiven; ebenso der Verwalter der zoologischen Station, Herr Kossel, seine Frau und Sohn (letzterer Neuinfektion). Neuinfektion mit Tropicaparasiten konnte ich an dem Kinde der Aufwärterin der Station beobachten.

Von besonderem Wert für die Untersuchung der Parasiten im Körper des Menschen war die gütige Erlaubnis, das hiesige Seehospiz, ein Krankenhaus für rhachitische Kinder, für meine Zwecke zu benutzen. Herrn Professor Monti in Wien, dem Direktor der Anstalt, sowie dem Primarius Herrn Dr. Kien und den Oberärzten Herren Dr. Mahrer und Dr. Brunner, sage ich für die Förderung meiner Studien und für die Unterstützung in vielen Fällen meinen herzlichsten Dank.

Die Kinder (ca. 170—180), die hauptsächlich aus Wien, aber auch aus anderen Teilen Österreichs hierhergesandt werden, boten die willkommene Gelegenheit, weiter Neuinfektionen der Malaria zu studieren. Die zahlreichen Operationen, besonders der kranken Knochen, ergeben die Möglichkeit, frische Knochenmarkpräparate anzufertigen. Endlich waren die Sektionen einiger an Tuberkulose gestorbener Kinder, deren Malariainfektion vorher verfolgt war, besonders wertvoll für die Untersuchung der Parasiten in den hämotopoetischen Organen. Herr Oberarzt Dr. Mahrer, der unter meiner Leitung in meinem Laboratorium sich mit Malariastudien befaßte, hat mir während des ganzen Sommers bei meinen Untersuchungen freiwillige Assistentendienste geleistet. Ich möchte ihm daher auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank dafür aussprechen. Seinen Bemühungen verdanke ich unter anderem das Material von 12 schönen Tertiana- und 3 Tropicafällen, Temperaturmessungen und sonstigen Notizen im Krankenhause.

Mein werter Freund, Dr. Kerschbaumer, der mir beim Beginn meines Aufenthaltes in Rovigno auf Grund seiner eigenen Malariaerfahrungen in dieser Gegend, oft mit Rat und Tat zur Seite stand, bot mir mit seinem eigenen Körper die Gelegenheit, die Tertianparasiten noch vor dem Ausbruch des Fiebers zu studieren. Er war am 9. Juni mit mir in „St. Michele di Leme" gewesen und dort wahrscheinlich in den Wohnungen Malariakranker von Anophelen gestochen worden: schon am 15. Juni spürte er etwas Unbehagen, aber erst am 17. erfolgte eine geringe Temperatursteigerung (38,7° Max.), also der erste Anfall. Die wiederholt vorgenommene Blutuntersuchung ergab aber schon am 15. und 16. Juni die typischen Tertianschizonten, die ich hier zum ersten Male rein, d. h. ohne Beimischung von Gameten (die, wie meine Studien ergeben haben, schon beim ersten Fieberanfall vorhanden sein können) studieren konnte. — Obwohl hier in Rovigno genügendes Material für das Studium der Parasiten vorhanden war, suchte ich doch nach einem Orte, wo ich die Parasiten ganz unbeeinflußt von der menschlichen Kultur und Heilkunst beobachten konnte; denn in der Stadt und näheren Umgebung wurde viel Chinin gebraucht und wohl auch mißbraucht, was mir für manche Fragen bei dem Studium der Parasiten falsche Resultate ergeben hätte. Ich bemühte mich daher, einen Ort zu finden, in dem die Malaria noch unbekämpft in ihrem natürlichen Zustande wuchert und fand eine solche Stelle in dem von dem Verkehr ganz abseits gelegenen Dorfe „St. Michele di Leme". In diesem typischen Fiebernest, in das angeblich kein Arzt und Chinin gedrungen war, habe ich die Malariaepidemie während des verflossenen Sommers verfolgt und reiches Material sammeln können. Da die Untersuchungen in diesem Dorfe weiter fortgesetzt werden sollen, so ist zu hoffen, daß sich auch in epidemiologischer Hinsicht später einige Resultate ergeben werden. Zunächst halte ich es für verfrüht, aus den Beobachtungen über eine Epidemie irgendwelche

Schlüsse zu ziehen. Da aber bei den folgenden Darstellungen einzelne Krankengeschichten öfter benutzt werden, so gebe ich einen kurzen Auszug meiner Notizen über die untersuchten Personen, damit ich dann nur auf die Nummer der Liste verweisen und somit Wiederholungen vermeiden kann. Näher werde ich auf die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen in epidemiologischer Hinsicht nach Vollendung der Beobachtungen in St. Michele di Leme eingehen.

a) Die Malariaepidemie in dem Dorfe „St. Michele di Leme“ in Istrien während des Sommers 1901.

Zum besseren Verständnis des eigenartigen Kulturzustandes des Dorfes St. Michele di Leme muß ich einige Bemerkungen über seine Lage vorausschicken. Nördlich von der Stadt Rovigno erstreckt sich die felsige und unwirtliche istrische Küste ohne irgendeine menschliche Ansiedelung bis zu einem tief (ca. 10 km) in das Land einschneidenden fjordartigen Meeresarm, der wohl nach seinem schlammigen gelben Boden den Namen „Canale di Leme“ führt. Die Ufer dieses Fjords sind steil und von nicht unbedeutender Höhe (120—170 m); sie sind mit dichtem Buschwald (sog. Macchia) und in den oberen Teilen mit Buchen- und Eichen-Hochwald besetzt. Menschliche Ansiedelungen fehlen längs des ganzen Kanals, bis auf das Dorf St. Michele di Leme und ein einzelnes Wirtshaus für Fischer und Holzfäller am Ende des Kanals (Cul di Leme).

Das Dorf liegt am Nordufer des Kanals, etwa 1 km landeinwärts, ca. 130 m über dem Spiegel des Meeres. Die nächste Ansiedelung im Binnenlande ist ein Dorf „Geroldia“ (ebenfalls berüchtigtes Fiebernest), zu dem aber kein Fahrweg hinführt, es ist durch Höhenzüge und ein tiefes Tal von Leme (wie ich der Kürze halber fortan statt St. Michele di Leme das Dorf nennen will) getrennt. Die Poststation und das Pfarramt befinden sich in dem etwa 2 Meilen entfernten Dorfe „St. Lorenzo di Pasenatico“ (Fiebernest), doch wird die Post nur zweimal in der Woche durch einen Bewohner von Leme dort abgeholt. Auf diesen Gang zur Post beschränkt sich meistens der ganze Verkehr des Dorfes mit der Außenwelt. Selten verirrt sich ein Händler oder Hausierer in diese Einsamkeit; selten wandert einer der Bewohner nach dem etwa 3 Stunden entfernten kleinen Küstenstädtchen Orsera, das ebenfalls von der Malaria durchseucht ist. Dort wohnt zwar ein Arzt, doch ist derselbe nach den Angaben der Leute noch niemals im Dorfe gewesen. Da eine Schule im Dorfe nicht existiert und die nächste über 2 Stunden entfernt ist, so wachsen die Kinder ganz ohne Unterricht auf. Daher sind die im Dorfe geborenen Leute fast durchweg Analphabeten. Den gebildeten Teil der Bewohnerschaft stellt das Personal einer kaiserlichen Försterei dar, das etwas abseits vom Dorfe in einem ehemaligen alten Kloster, früheren Sarazenenschlosse, dem Castel di Leme wohnt. Wegen der Schwere der Malaria kann die Forstverwaltung das Personal dort selten länger als 2 bis 3 Jahre lassen und muß immer wieder neues dem Fieber aussetzen.

Die ganze Ansiedelung besteht aus 11 Wohnhäusern und den dazu gehörenden Wirtschaftsgebäuden, die dicht zusammengedrängt, mitten auf einer großen Waldblöße liegen. Der das Dorf rings umgebende Forst ist Laubwald (hauptsächlich Buchen und Eichen). In der Mitte des Dorfes liegt ein als Viehtränke benutzter, ca. 20 m im Durchmesser großer kreisrunder Teich von 1 bis 2 m Tiefe, mit flachen Ufern. Er ist teilweise mit Schilf bewachsen und bietet ein günstiges Ambient für die Anophelenbrut, die während des ganzen Sommers in Mengen dort lebte. Außerdem liegt ca. 15 Minuten vom Dorfe entfernt, mitten im Walde ein großer (ca. 200 bis 250 m) flacher Sumpf, in dem ebenfalls ungeheure Mengen von Anopheles-

larven jederzeit zu finden waren. Während der Dorfteich auch in den trockensten Jahren noch Wasser halten soll, geben die Bewohner an, daß der Sumpf im Walde in manchen Jahren austrockne. Sie bringen nur den letzteren mit dem Fieber in Verbindung und behaupten, daß es in den Jahren, in denen er trocken gelegen hätte, fast gar keine Fieberfälle im Dorfe gegeben habe. Andere ständige Wasseransammlungen (außer Cisternen, die nie Anophelen enthielten) habe ich nicht gefunden. Im April entdeckte ich zwar auf dem Hofe eines Grundstücks eine kleine Jauchenansammlung neben einem Misthaufen, doch enthielt dieselbe nur Culexlarven; sie wurde beseitigt und ich habe seitdem nie einen Culex in den Häusern oder in der Umgebung des Dorfes trotz vielen Suchens finden können; weder der Dorfteich, noch der Waldsumpf enthielt jemals Culexlarven, während die Anophelen (stets „Anopheles claviger") überall, als Larven im Wasser und Imagines in den Häusern in Mengen zu finden waren.

Von Rovigno aus war das Dorf auf dem Wasserwege leicht zu erreichen; ich benutzte zu meinen häufigen Untersuchungsfahrten den Dampfer der Zoologischen Station. Bei den Arbeiten im Dorfe wurde ich anfangs von Herrn Dr. Kerschbaumer freundlichst unterstützt; auch die besonders im Mückenfang gewandten Gehilfen desselben, drei Knaben aus dem Seehospiz in Rovigno, waren mir wiederholt behilflich; später hat Herr Dr. Mahrer mich in liebenswürdigster Weise oft begleitet und nicht nur seine ärztliche, sondern auch seine technische Hilfe bei den Untersuchungen stets bewährt. Als weitere wertvolle Hilfskraft stand mir bei allen Untersuchungen der Kustos der zoologischen Station in Rovigno, Herr Kossel, zur Verfügung. Im Dorfe selbst diente als Dolmetscher und zugleich Assistent der Förster Ferjançiç, der auch sehr schnell technische Hilfeleistungen lernte, und in meiner Abwesenheit die Kontrolle über die Patienten ausübte. Ein Teil der Kranken wurde mit Chinin behandelt[1]). Hierbei befolgte ich genau die Vorschriften von Robert Koch und richtete mich nach dem Verfahren, das von ihm in dem benachbarten Brioni ausgeübt wurde (cf. Kupelwieser 1901). Herr Professor Frosch, der das Sanierungsexperiment auf den Brionischen Inseln leitete, hat mich auch einmal nach Leme begleitet und mir bezüglich der Chininbehandlung manche guten Ratschläge erteilt. Ihm wie Herrn Geheimrat Koch spreche ich auch an dieser Stelle für den jederzeit bereitwillig erteilten Rat in medizinischen Fragen meinen ergebensten Dank aus.

Meist wurden bei jeder Bluntersuchung 4 bis 5 Präparate angefertigt. Ich hatte beobachtet, daß die Untersuchung eines Präparates meist nicht genügt, um einen sicheren Befund zu geben. Die Parasiten sind zuweilen so ungleichmäßig verteilt, daß bei spärlicher Infektion in einem Präparat gar keine Parasiten zu finden waren, während in einem zweiten bis zu einem Dutzend gefunden wurden; oft fand ich erst im dritten Präparat den ersten Parasiten. Bei dem mühevollen Durchsuchen der Präparate mit Hilfe des verschiebbaren Objekttisches hat sich Herr Dr. Mahrer rege beteiligt.

---

[1]) Weil sonst die Leute die zahlreichen Bluntersuchungen nicht zugelassen hätten, mußten einige Erfolge der Behandlung ihnen demonstriert werden.

Übersicht der Erkrankungen an Malaria in Leme:

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
1. Franz Ferjançiç, k. k. Förster, Haus Nr. 1 (Castel di Leme)	4. X. 1859	Idria (Krain). Seit Januar 1900 in Leme	Vor Übersiedelung nach Leme nie Fieber. Erster Anfall Ende Juli 1900, von da ab jeden 2. Tag bis Mitte August, dann unregelmäßiger bis Ende September. Im Winter kein Fieber.	Am 15. IV. 1901 erster Anfall dieses Jahres. Blutbefund am 16. IV. zahlreiche kleine und mittlere Tropica-Ringe, vereinzelte Gameten. 17. IV. 2. Anfall. Beginn der Chininkur, die 3 Monate fortgesetzt wird. — 23. IV. zahlreiche Gameten, keine Ringe. — 31. V. ebenso. — 9. VI. Gameten spärlich, nur ♀ gefunden. — 14. VI. ebenso. — 24. VI. u. 25. VI. heftige Anfälle (angeblich infolge Erklärung). — 28. VI. zahlreiche ♂ u. ♀ Gameten. — 12. VII. ebenso. — 15. VII. Gameten spärlicher. — 25. VII. nur spärliche ♀ Gameten. — 26. VII. Anfall, Blutbefund negativ. — 12. VIII. zahlreiche ♂ u. ♀ Gameten. — 26. VIII. spärliche ♀ Gameten. — 29. X. negativ. — Während des ganzen Sommers ist die Milz 2 Finger breit unter dem Rippenbogen zu fühlen. Schlußfolgerung: Schwer heilbares Tropica-Recidiv vom Vorjahre.
2. Teresa Ferjançiç, geb. Stuckel, Ehefrau v. 1, Haus Nr. 1	19. V. 1867	Wie 1	Vor Übersiedelung nach Leme nie Fieber. Erster Anfall am 13. August 1900, dann wechselnd bis Mitte September. Seither kein Fieber mehr	Blutbefund am 26. IV. negativ. — 23. IV. ebenso. — 31. V. ebenso. — 25. VIII. schwacher Fieberanfall (mittags 1 Uhr). Blutbefund am 26. VIII. mittlere Tertiana-Schizonten, kein Gamet, Parasiten spärlich. — Chininkur — seither fieber- und parasitenfrei. Schlußfolgerung: Fiebertypus des Vorjahres unbekannt, ohne Recidiv; leichte Tertiana-Neuinfektion.
3. Teresa Ferjançiç, Tochter v. 1 und 2 Haus Nr. 1	2. V. 1897	Wie 1	Vor Übersiedelung nach Leme nie Fieber. Im Anfang Septbr. des Vorjahres erster Anfall, anfangs jeden 3. Tag, dann seit Oktober den ganzen Winter hindurch in unregelmäßigen Intervallen; letzter Anfall Ende Februar	Blutbefund am 23. IV. ein Quartana-Gamet (♀). — 31. V. negativ. — 9. VI. nachts Fieberanfall, Blutbefund mittags 12 Uhr spärliche kleine Schizonten, 10 ♀ Quartana-Gameten. — Chininkur — seitdem fieber- und parasitenfrei. Schlußfolgerung: Quartana-Recidiv vom Vorjahre.
4. Luigia Stuckel, Schwester von 2, Haus Nr. 1	3. IV. 1868	Wie 1	Vor Übersiedelung nach Leme nie Fieber. Auch in Leme bisher fieberfrei	Blutbefund am 31. V. negativ. — 12. VIII. mittags 2 Uhr schwacher Fieberanfall (vom Patienten gar nicht bemerkt), Blutbefund einzelne ganz junge endoglobuläre Merozoiten und ein Schizont im Begriffe der Schizogonie vom Tertianparasiten, kein Gamet. Temperaturmaximum 28,4°. — Chininkur. — Fieberfrei bis 23. VIII., an diesem Tage starker Anfall (Temperaturmaximum 41,2°). — Blutbefund am 26. VIII. zahlreiche Gameten (♂ u. ♀) des Tertianparasiten, keine Schizonten — seither fieberfrei. — Blutbefund 29. X. negativ. Schlußfolgerung: Tertiana-Neuinfektion, schwer heilend.

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
5. Pietro Semeia, Waldwärter, Haus Nr. 1	8. IV. 1862	Piemonte bei Parenzo. Seit Januar 1900 in Leme	Vor Übersiedelung nach Leme nie Fieber. Auch in Leme bisher fieberfrei	Blutbefund am 31. V. negativ, ebenso am 28. VI. und 15. VII. Am 10. VIII. starkes Fieber, am 12. VIII. ebenso, Blutbefund bei 40,6° negativ. — Chininkur. — Blutbefund am 26. VIII. spärliche ♂ und ♀ Tropica-Gameten, seitdem fieberfrei bis 15. IX. (ein Anfall), dann fieberfrei, aber Blutbefund am 29. X. spärliche ♀ Tropica-Gameten. Schlußfolgerung: Tropica-Neuinfektion, schwer heilend, mit Neigung zu Recidiven.
6. Antonia Semeia, Ehefrau v. 5, Haus Nr. 1	15. VII. 1865	Wie 5	Wie 5	Blutbefund am 31. V. negativ, ebenso am 9. VI. und 14. VI. Am 25. VI. und 27. VI. zwei Fieberanfälle, an beiden Tagen mittags 12 Uhr beginnend. Blutbefund am 28. VI. zahlreiche halberwachsene Tertiana-Schizonten, einzelne ♂ und ♀ Gameten des Tertianparasiten und einzelne jüngere Entwicklungsstadien derselben. Am 29. VI., 1. VII. starke Anfälle, am 5. VII. ein schwacher Anfall. Blutbefund am 12. VII. spärliche ♂ und ♀ Gameten. 14. VII. heftiger Anfall. Blutbefund am 15. VII. wenige halberwachsene Schizonten, kleine und halberwachsene Gameten der Tertiana in beträchtlicher Menge. Am 15. VII. gebar sie einen Sohn (Nr. 9), dessen Blut keine Parasiten enthielt. 26. VII. spärliche ♀ Tertiana-Gameten. — Chininkur. — Seither fieber- und parasitenfrei. Schlußfolgerung: Tertiana-Neuinfektion mit geringer Neigung zur Spontanheilung, erfolgreiche späte Chininbehandlung.
7. Antonio Semeia, Sohn von 5 und 6, Haus Nr. 1	20. VII. 1895	Wie 5	Vor Übersiedelung nach Leme kein Fieber. Erster Anfall Mitte August 1900, jeden 2. Tag, dann unregelmäßig, letzter Anfall Mitte Februar	Blutbefund am 31. V. negativ, ebenso am 14. VI., 26. VIII., 29. X. War den ganzen Sommer fieberfrei. Schlußfolgerung: Vorjähriges Tertiana-Recidiv nicht nachgewiesen; fieberfrei.
8. Rodolfo Semeia, Sohn von 5 und 6, Haus Nr. 1	5. VIII. 1897	Wie 5	Vor Übersiedelung nach Leme kein Fieber. Über Fieber des Vorjahres wußten die Eltern nichts auszusagen, behaupteten aber, daß der Knabe im Februar dieses Jahres zweimal starkes Fieber gehabt habe	Blutbefund am 31. V. negativ, ebenso am 9. VI., 14. VI., 26. VII. Am 7. VIII. schwaches Fieber, am 9. VIII., 11. VIII., 13. VIII. starkes Fieber. Blutbefund am 12. VIII. zahlreiche halberwachsene Schizonten, kleine und große, ♂ und ♀ Gameten des Tertianparasiten. Chininkur. — Seitdem frei von Fieber und Parasiten. Schlußfolgerung: Tertiana-Neuinfektion, erfolgreiche späte Chininbehandlung.

Name, Beruf, Haus-nummer	Ge-burts-tag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
9. Sohn von 5 und 6 Haus Nr. 1	15. VII. 1901	Leme		Blutbefund 5 Stunden nach der Geburt, trotz des Tertianfiebers der Mutter, negativ, ebenso am 26. VII. Am 12. VIII. spärliche, fast erwachsene Tertiana-Schizonten (Temperatur 28,5°), der für den 14. VIII. vorausgesehene Fieberanfall trat nicht ein, sondern wiederum nur eine Temperatursteigerung bis zu 28,7°, erst am 16. VIII. trat ein regelrechter Fieberanfall mit der Maximaltemperatur von 40,2° auf, er wiederholte sich am 18. VIII., schwächer dann am 20. und 22. VIII., dann erst am 26. VIII. Blutbefund bei der Fieberhöhe, spärliche jüngste Merozoiten und Schizonten in Schizogonie, aber zahlreiche ♂ und ♀ Gameten, in verschiedenen Entwicklungsstadien. Seitdem fieberfrei bis zum 10. IX. (schwacher Anfall), dann wieder fieberfrei. Parasitenbefund am 29. X.: vereinzelte ♀ Tertiana-Gameten. — Milz stark geschwollen. Schlußfolgerung: Tertiana - Neuinfektion mit typischem Verlauf.
10. Martin Fabian, Waldarbeit., Haus Nr. 2	14. IX. 1837	Leme (seit der Geburt immer im Orte ansässig)	Behauptet, alle Jahre Fieber gehabt zu haben und täglich unter Fieber zu leiden	Blutbefund am 23. IV., 31. V., 14. VI., 26. VII., 26. VIII. stets negativ. Temperatur auch bei angeblichem Fieberzustand stets normal; da der Mann auch über die verschiedensten anderen Schmerzen klagt, beruhen seine Angaben über Fieber auf Täuschung. Schlußfolgerung: Fieberfrei während des ganzen Sommers.
11. Eufemia Fabian, Ehefrau von 10, Haus Nr. 2	27. X. 1858	Mattosoviç (Krain) seit 1868 in Leme	Behauptet, in früheren Jahren Fieber gehabt zu haben, seit 5—6 Jahren aber nicht mehr	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 28. VI., 26. VIII. stets negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei während des ganzen Sommers.
12. Stefan Millotiç, Waldarbeit, Haus Nr. 3	10. VIII. 1862	Vermo bei Pisino, seit etwa 10 Jahren in Leme	Behauptet, im vorjährigen Sommer oft Fieber gehabt zu haben	Blutbefund am 23. IV., 31. V., 26. VII., 12. VIII., 26. VIII. stets negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei während des ganzen Sommers.
13. Maria Millotiç, Ehefrau v. 12, Haus Nr. 3	19. II. 1864	Wie 12	Wie 12	Blutbefund am 31 V., 26. VII., 12. VIII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei während des ganzen Sommers.
14. Matteo Vratogna, Bauer, Haus Nr. 4	22. II. 1844	Terviso bei Pisino, 1876 nach Orsera (Fiebernest) gezogen, seit 1886 in Leme	Behauptet, seit vielen Jahren regelmäßig im Juli und August Fieber zu haben	Blutbefund am 31. V., 26. VII., 12. VIII. negativ. Am 25. VIII. nachts angeblich starkes Fieber, Blutbefund am 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei?

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
15. Antonia Vratogna, Ehefrau von 14, Haus Nr. 4	28. V. 1847	Wie 14	Leidet angeblich „immer etwas“ unter Fieber	Blutbefund am 31. V. negativ. Starb am 16. VI. aus unbekannter Ursache.
16. Stefan Clarich, Bauer, Haus Nr. 5	26. XII. 1865	Leme (seit der Geburt hier ansässig)	Angeblich immer etwas Fieber	Blutbefund am 31. V., 14. VI., 28. VI., 26. VII., 26. VIII. stets negativ, Temperatur immer normal, Milz nicht unbeträchtlich verdickt. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
17. Mattea Clarich, Ehefrau von 16, Haus Nr. 5	22. II. 1877	Wie 16	Angeblich nie Fieber gehabt	Ließ sich trotz aller Versprechungen nicht untersuchen; auch die übrigen befragten Personen, Nachbarn, Ehegatte usw. bestätigen ihre Angabe, daß sie nie unter Fieber gelitten habe. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
18. Giovanna Gasparini, Hausbesitzerin, Haus Nr. 6	15. II. 1839	Leme (seit der Geburt hier ansässig)	Leidet angeblich oft unter Fieberanfällen; letzter Anfall im März	Blutbefund am 31. V., 14. VI., 15. VII., 12. VIII. negativ, trotz der Behauptung, daß sie alle 3—4 Tage Fieber habe. Wollte augenscheinlich nur Chinin haben, um es an andere zu verkaufen. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
19. Antonio Gasparini, Sohn von 18, Tagelöhner, Haus Nr. 6	1. I. 1872	Wie 18	Hat angeblich jeden Tag (mittags) Fieber	Wie 18, Temperatur stets normal. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
20. Catharina Gasparini, Ehefrau von 19, Haus Nr. 6	19. IV. 1868	Wie 18	Hat angeblich noch nie Fieber gehabt	Läßt sich nicht untersuchen. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
21. Giovanni Gasparini, Sohn von 19 und 20 Haus Nr. 6	20. I. 1894	Wie 18	Angeblich im Vorjahre im Juli und August fast immer Fieber	Blutbefund am 23. IV. zahlreiche ♂ und ♀ Tertiana-Gameten, keine Schizonten. 31. V. spärlichere Gameten. 9. VI. (nachdem am 7. VI. und 8. VI. starke Fieberanfälle vorausgegangen waren) Tertianparasiten in allen Stadien der Entwicklung, junge, halberwachsene und erwachsene Schizonten und ♂ und ♀ Gameten in verschiedener Größe, Temperatur 38,5°. Chininkur. — Seitdem fieberfrei, Blut hingegen dauernd Gameten enthaltend. Am 26. VII. und 26. VIII. spärliche ♀ Gameten (keine ♂ zu finden). Milz sehr stark vergrößert, über handbreit unter dem Rippenbogen. Schlußfolgerung: Tertiana-Recidiv vom Vorjahre, bei den Rückfällen zur Doppel-Tertiana werdend.

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
22. Stefano Gasparini, Sohn von 19 und 20, Haus Nr. 6	10. IX. 1899	Wie 18	Leidet angeblich seit der Geburt fast täglich an Fieber	Blutbefund am 23. IV.: Zahlreiche Parasiten der Tertiana und Quartana in allen Stadien der Entwicklung, Schizonten, ♂ und ♀ Gameten; die Quartana-Parasiten sind etwa in halb so grosser Zahl wie die Tertiana-Parasiten vorhanden; Temperatur 39,6°. Milz sehr geschwollen, tief im Abdomen zu fühlen, kachektisches Aussehen. Das Fieber tritt auch weiterhin fast täglich auf. Parasitenbefund am 31. V. ebenso — Chininkur — seither fieberfrei; am 28. VI. spärliche Tertiana-Gameten, Quartana-Parasiten nicht mehr zu finden; 12. VIII. derselbe Befund, ganz vereinzelte ♀ Tertiana-Gameten. 26. VII. Fieberanfall, Temperatur 39,5°, Blutbefund: Tertiana-Merozoiten und vereinzelte Schizonten, keine Gameten gefunden; seither fieber- und parasitenfrei. Schlußfolgerung: Tertiana- und Quartana-Recidiv, letzteres leichter heilend als ersteres.
23. Giovanni Clarich, Bauer, Bruder v. 16, Haus Nr. 7	20. VII. 1861	Leme (seit der Geburt hier ansässig)	Angeblich nie Fieber gehabt	Läßt sich nicht untersuchen; Temperatur stets normal gefunden. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
24. Giovanna Clarich, Ehefrau v. 23, Haus Nr. 7	17. II. 1865	Wie 23	Wie 23	Wie 23.
25. Michele Clarich, Sohn von 23 und 24, Haus Nr. 7	21. III. 1885	Wie 23	Angeblich Fieber im Vorjahre, Zeitpunkt nicht mehr zu ermitteln	Läßt sich bis zum 12. VIII. nicht untersuchen; erst als er angeblich am 10. VIII. starkes Fieber gehabt, kam er spontan zu mir und bat um die Untersuchung und um Chinin. Blutbefund an diesem Tage spärliche Tropica-Gameten. Chininkur. Hat angeblich vom 20.—24. VIII. täglich Fieber. Blutbefund am 26. VIII. ebenso wie am 12. VIII. Schlußfolgerung: Tropica, nicht zu entscheiden ob Recidiv oder Neuinfektion.
26. Anna Clarich, Tochter von 23 und 24, Haus Nr. 7	14. V. 1894	Wie 23	Nicht zu ermitteln	Versteckt sich stets im Felde, wenn ich komme; bei dem Widerstand der Eltern nicht zu untersuchen.
27. Fosca Clarich, Tochter von 23 und 24, Haus Nr. 7	16. II. 1896	Wie 23	Wie 26	Wie 26.
28. Maria Clarich, Tocht. v. 23 u. 24, Haus Nr. 7	19. I. 1898	Wie 23	Wie 26	Die Untersuchung wurde bis zum 15. VII. nicht zugelassen. An diesem Tage hatte das Kind heftiges Fieber (Temperatur 40,6°). Blutbefund: Tertiana-Parasiten in allen Stadien der Entwicklung, auch ♂ und ♀ Gameten. Alle späteren Versuche, noch weitere Unter-

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
28. Maria Clarich, Tochter von 23 und 24, Haus Nr. 7	19. I. 1858	Wie 23	Wie 26	suchungen anzustellen, werden von den Eltern zurückgewiesen. Schlußfolgerung: Doppel-Tertiana, fraglich ob Recidiv oder Neuinfektion, ersteres wahrscheinlicher.
29. Michela Gasparini, Witwe, Hausbesitzerin, Haus Nr. 7	8. VI. 1858	Wie 23	Behauptet, oft Fieber zu haben	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 28. VI., 26. VII., 26. VIII. stets negativ. Die Angabe, daß sie am 9. VI. Fieber habe, gerade zur Zeit der Untersuchung, wird durch die normale Temperatur widerlegt.
30. Simone Gasparini, Sohn von 29, Haus Nr. 7	20. IV. 1880	Wie 23	Fieber im Vorjahre, letzte Anfälle im Oktober	Blutbefund am 31. V. und 28. VI. negativ. Am 26. VII. mittags 1 Uhr, Schüttelfrost, Temperatur 39,5°. Blutbefund: Spärliche Tertiana-Schizonten, einer im Stadium der Schizogonie, keine Gameten. Chininkur. — Seitdem fieberfrei und ohne Parasiten. Schlußfolgerung: Leichte Tertiana-Neuinfektion.
31. Paula Gasparini, Tochter v. 29, Haus Nr. 7	19 VI. 1893	Wie 23	Fieber im Vorjahre, letzte Anfälle im Februar dieses Jahres	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 28. VI., 26. VIII. negativ. Aussehen stets blühend gesund. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
32. Anton Struja, Bauer, Haus Nr. 8	26. VI. 1876	Varvari bei Parenzo (angeblich fieberfreier Ort) seit Oktob. 1900 in Leme ansäss.	Früher nie Fieber gehabt. Am 31. V. behauptet er, vor zwei Tagen einen Anfall gehabt zu haben	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 28. VI., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
33. Maria Struja, Ehefrau von 32, Haus Nr. 8	7. XII. 1883	Wie 32	Hat angeblich im Januar öfter Fieber gehabt	Blutbefund am 31. V., 28. VI., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
34. Eufemia Struja, Mutter von 32, Haus Nr. 8	6. VIII. 1840	Wie 32	Ist immer kränklich, doch nicht zu ermitteln, ob fieberfrei	Blutbefund am 26. VIII. negativ; war während des Sommers angeblich nicht im Orte, sondern in Varvari. Schlußfolgerung: ?
35. Matteo Rovis, Knecht bei 32, Haus Nr. 8	24. IX. 1877	Gimino bei Parenzo (seit Januar 1901 in Leme)	Angeblich bisher fieberfrei	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.

Name, Beruf, Haus-nummer	Ge-burts-tag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
36. Giovanni Precali, Bauer, Haus Nr. 9	21. I. 1845	Leme (seit der Geburt im Orte ansässig)	Angeblich niemals Fieber gehabt	Blutbefund am 9. VI., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
37. Cattarina Precali, Ehefrau v. 36, Haus Nr. 9	17. I. 1861	St. Lorenzo (Dorf, ca. 1 Meile von Leme, ebenfalls Fiebernest), seit 1883 in Leme ansässig	Im Vorjahre angeblich viel am Fieber gelitten	Blutbefund am 31. V. einzelne Tertiana - Gameten. Am 27. V. hatte sie eine Tochter geboren (cf. Nr. 41) und nach der Geburt angeblich 3 Tage lang anhaltendes Fieber gehabt. Chininkur, seitdem fieberfrei. Blutbefund: negativ. Schlußfolgerung: Tertiana-Recidiv.
38. Cattarina Precali, Tochter von 36 und 37, Haus Nr. 9	25. XI. 1887	Wie 38	Im Vorjahre Fieber, Zeitpunkt nicht mehr zu ermitteln	Blutbefund am 31. V., 9. VI., 12. VII. negativ. Am 26. VII. erster Anfall dieses Jahres, Temperatur Vormittag 11 Uhr 39,5°, Blutbefund: zahlreiche Tertiana-Merozoiten, einzelne Stadien der Schizogonie, um 1 Uhr bereits Abfall, Temperatur 37,8°. Chininkur: Seither fieber- und parasitenfrei. Schlußfolgerung: Leichte Tertiana-Neuinfektion.
39. Giovanni Precali, Tochter von 36 und 37, Haus Nr. 9	11. V. 1890	Wie 38	Im Vorjahre Fieber, letzte Anfälle Ende Dezember	Genau wie 38. Temperatur am 26. VII. 11 Uhr 38,6°, 1 Uhr 40,2°. Blutbefund wie bei 38. — Chininkur mit demselben Erfolge wie bei 38. — Zu bemerken ist, daß die beiden Schwestern in demselben Bett schlafen und wahrscheinlich gleichzeitig von derselben Mücke infiziert wurden. Das vollständig gleiche Verhalten des Krankheitsverlaufs ist von besonderem Interesse. Schlußfolgerung: Leichte Tertiana-Neuinfektion.
40. Angela Precali, Tochter von 36 und 37, Haus Nr. 9	23. IX. 1898	Wie 38	Leidet angeblich seit der Geburt an häufigen Fieberanfällen	Blutbefund am 23. IV.: zahlreiche Tertiana-Gameten, 31. V. Tertiana-Anfall, Temperatur 40,8°; Blutbefund: Parasiten in allen Wachstumsstadien. 9. VI. zahlreiche Tertiana-Gameten, einzelne Schizonten. Das Kind hatte angeblich noch immer täglich Fieber, Temperatur an diesem Tage 38,5°. Chininkur ohne Erfolg, weil das Chinin (mit Syrup) stets erbrochen wird. Das Fieber besteht mit kurzen Pausen während des ganzen Sommers weiter. Parasitenbefund stets der gleiche. Milz sehr vergrößert. Kachektisches Aussehen. Schlußfolgerung: Schweres Tertiana-Recidiv.
41. Maria Precali, Tochter von 36 und 37, Haus Nr. 9	27. V. 1901	Wie 38		Blutbefund am 31. V. (also am 5. Tage nach der Geburt, trotz des Tertianfiebers der Mutter), negativ, ebenso am 9. VI., 28. VI., 15. VII., 26 VII. Am 11. VIII. wurde ein leichter Fieberanfall von der Mutter bemerkt, Blutbefund am 12. VIII.: ziemlich zahlreiche halberwachsene Tertiana-Schizonten, keine Gameten, von jetzt ab reguläre Tertiana-Anfälle. Am 26. VIII. außer Schizonten auch zahlreiche Gameten im Blut. Milz bereits

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
41. Maria Precali, Tochter von 36 und 37, Haus Nr. 9	27. V. 1901	Wie 38		fingerbreit unter dem Rippenbogen zu fühlen. 31. X. seit Mitte September hat das Fieber aufgehört. Blutbefund: wenig zahlreiche ♀ Tertiana-Gameten. Schlußfolgerung: Tertiana-Neuinfektion mit typischem Verlauf.
42. Pietro Millotiç, Bruder v. 12, Knecht bei 36, Haus Nr. 9	2. XII. 1864	Vermo bei Pisino (seit Januar 1901 in Leme)	Angeblich bisher fieberfrei	Blutbefund am 31. V., 28. VI., 12. VII. negativ. Am 24. VII. erster starker Fieberanfall, seither mit kurzen Unterbrechungen kontinuierlich Fieber, große Schwäche. Blutbefund am 26. VII. außerordentlich zahlreiche kleine, mittlere und große Tropica-Ringe, keine Gameten, Temperatur 41,6°. Kalte Wasserpackungen lindern das Fieber, als es nach 2 Tagen etwas geringer geworden, wird er in das Hospital nach Pola gebracht. Weiteres über den Verlauf seiner Krankheit unbekannt. Schlußfolgerung: Schwere Tropica-Neuinfektion.
43. Giacomo Giugovaz, Bauer, Haus Nr. 10	24. VII. 1865	Leme (seit der Geburt im Orte ansässig)	Angeblich nie Fieber gehabt; er führt dies auf starken regelmäßigen Weingenuß zurück	Blutbefund am 31. V., 28. VI., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
44. Maria Giugovaz Ehefrau v. 43, Haus Nr. 10	8. X. 1867	Wie 43	Leidet angeblich häufig an Fieber	Blutbefund am 31. V., 28. VI., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
45. Teresa Giugovaz, Tochter von 43 und 44, Haus Nr. 10	30. XI. 1888	Wie 43	Angeblich in früheren Jahren viel Fieber, im Vorjahre nicht	Blutbefund am 31. V. und 26. VIII. negativ. Sie befand sich während des Sommers bei Verwandten bei Pisino. Schlußfolgerung: Wahrscheinlich fieberfrei.
46. Giovanna Giugovaz, Tochter von 43 und 44, Haus Nr. 10	24. II. 1891	Wie 43	Fieber im Vorjahre, letzter Anfall im Februar	Blutbefund am 31. V. negativ. 28. VI. ein Tropica-Gamet. Am 11. VII. starker Fieberanfall. Blutbefund am 15. VII. einzelne Tropica-Gameten, kleine und mittlere Quartana-Schizonten. 1 Quartana-Gamet. Chininkur. — Seitdem fieberfrei, Blutbefund am 12. VIII. einzelne Quartana-Gameten, keine Tropica-Parasiten. Am 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Tropica-Recidiv und Quartana-Neuinfektion.
47. Angela Giugovaz, Tochter von 43 und 44, Haus Nr. 10	5. VIII. 1897	Wie 43	Angeblich fast immer Fieber	Blutbefund am 31. V. Tertiana-Parasiten in allen Stadien der Entwicklung, Schizonten, ♂ und ♀ Gameten, sehr starker Milztumor, kachektisches Aussehen. Chininkur. — 9. VI. nur Tertiana-Gameten, fieberfrei. Dieser Befund bleibt bis zum 12. VIII., starker Anfall. Befund wie am 31. V. 26. VIII. nur Gameten in geringer Anzahl. 29. X. negativ. Schlußfolgerung: Schweres Tertiana-Recidiv, mit dem Typus der Doppel-Tertiana.

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
48. Anton Jurman, Tagelöhner, Haus Nr. 10	4. VI. 1857	Dracievaç bei Pisino. Seit Oktober 1900 in Leme	Angeblich nie Fieber gehabt	Weigert sich mit seiner ganzen Familie, sich untersuchen zu lassen, weil er nie Fieber gehabt hätte. Nachdem aber im Anfang August dieses Jahres fast alle seine Familienmitglieder an starken Fieberanfällen erkrankten, bat er selbst um die Untersuchung und Chinin. — Blutbefund am 12. VIII., 26. VIII. und 29. X.: negativ. Schlußfolgerung: Wahrscheinlich fieberfrei.
49. Maria Jurman, Ehefrau v. 48, Haus Nr. 10	5. IX. 1859	Pisino. Seit Oktober 1900 in Leme	Wie 48	Cf. 48. Blutbefund am 12. VIII., 26. VIII. und 29. X.: negativ. Schlußfolgerung; Wahrscheinlich fieberfrei.
50. Johann Jurman, Sohn von 48 und 49, Haus Nr. 10	2. XI. 1883	Wie 48	Wie 48	Cf. 48. Seit 1. Aug. täglich starkes Fieber. Blutbefund am 12. VIII.: Tropica-Parasiten in allen Stadien, Ringe und Gameten. — Chininkur — fieberfrei. 26. VIII. nur Gameten in reicher Menge. 29. X. vereinzelte ♀ Gameten. Schlußfolgerung: Wahrscheinlich Tropica-Neuinfektion.
51. Anton Jurman, Sohn v. 48 und 49, Haus Nr. 10	8. XII. 1887	Wie 48	Wie 48	Cf. 48. Seit 1. VIII. jeden 2. Tag Fieber. Blutbefund am 12. VIII.: spärliche mittlere Tropica-Ringe, keine Gameten. — Chininkur. — 26. VIII. einzelne Tropica-Gameten, fieberfrei. 29. X. negativ. Schlußfolgerung: Tropica-Neuinfektion.
52. Maria Jurman, Tocht. v. 48 und 49, Haus Nr. 10	7. II. 1886	Wie 48	Wie 48	Cf. 48. Kein Fieber. Blutbefund am 12. VIII. und 26. VIII.: negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
53. Anna Jurman, Tochter von 48 und 49, Haus Nr. 10	11. X. 1890	Wie 48	Wie 48	Wie 52. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
54. Cattarina Jurman, Tochter von 48 und 49, Haus Nr. 10	11. XI. 1898	Wie 48	Wie 48	Seit 6. VIII. jeden 2. Tag Fieber. Blutbefund am 12. VIII. (Temperatur 39,2°); jüngste und einzelne in Schizogonie befindliche Tertiana-Parasiten, einzelne Tertiana-Gameten. Chininkur, seitdem fieberfrei. 26. VIII. Blutbefund: negativ. Schlußfolgerung: Tertiana-Neuinfektion.
55. Stefania Jurman, Tochter von 48 und 49, Haus Nr. 10	10. IV. 1901	Leme	Fieber seit Ende Juli täglich	Blutbefund am 12. VIII. (Temperatur 38,6°): zahlreiche kleine und mittlere Tropica-Schizonten, einzelne Tropica-Gameten, alle Stadien von Tertiana-Schizonten, einzelne Gameten. — Chininkur. — Fieber bleibt bestehen bis 24. VIII. Am 28. VIII. fieberfrei, ziemlich zahlreiche Tertiana-Gameten, 1 ♀ Tropica-Gamet. 29. X. einzelne ♀ Tertiana-Gameten, kein Tropica-Gamet. Schlußfolgerung: Neuinfektion von Tertiana und Tropica.

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
56. Martino Precali, Bruder v. 36, Bauer, Haus Nr. 11	6. II. 1856	Leme	Fieber oft, Februar letzter Anfall	Blutbefund am 31. V., 28. VI., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
57. Eufemia Precali, Ehefrau v. 56, Haus Nr. 11	29. XI. 1861	Leme	Fieber im vorigen Sommer oft, Weihnachten letzter Anfall	Blutbefund am 31. V., 26. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Fieberfrei.
58. Maria Precali, Tochter von 56 und 57, Haus Nr. 11	3. III. 1888	Leme	Fieber im vorigen Jahre	Anfall am 31. V. (Temperatur 40,6°), Blutbefund negativ. 9. VI. einzelne Tropica-Gameten. Chininkur. 28. VI. einzelne Tropica-Gameten. Am. 31. VI. angeblich Fieberanfall. 15. VIII. negativ. 26. VIII. negativ. Dauernd fieberfrei. Schlußfolgerung: Tropica-Recidiv.
59. Natalia Precali, Tochter von 56 und 57, Haus Nr. 11	10. XII 1892	Leme	Fieber im vorigen Jahre, Anfall am 23. IV. 1901	Blutbefund am 31. V.: einzelne Tertiana-Gameten. Chininkur. Anfang Juni noch ein Anfall, dann fieberfrei. Blutbefund am 9. VI., 15. VII., 26. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Tertiana-Recidiv.
60. Antonio Precali, Sohn von 56 und 57, Haus Nr. 11	8. XII. 1899	Leme	Angeblich seit der Geburt immer Fieber	Blutbefund am 23. IV. (fieberfrei), zahlreiche halberwachsene Tertiana-Schizonten, einzelne erwachsene Gameten. 31. V. zahlreiche Tertianparasiten in allen Größen, auch Gameten. Temperatur 38,7°. Chininkur. Seitdem fieberfrei. 26. VII. Blutbefund: ein Tertiana-Gamet (♀). 12. VIII. negativ. Schlußfolgerung: Tertiana-Recidiv.
61. Martin Segala, Knecht b. 56, Haus Nr. 11	9. X. 1874	Bei Pisino (seit Winter 1901 in Leme)	Angeblich nie Fieber gehabt	Blutbefund am 26. VII. negativ. War vorher und nachher nicht zur Blutuntersuchung zu bewegen. Schlußfolgerung: Fieberfrei?
62. Maria Segala, Ehefrau v. 61, Haus Nr. 11	8. VII. 1875	Wie 61	Angeblich oft Hitze, aber immer ohne Schüttelfrost	Blutbefund am 9. VI. negativ. Sonst nicht untersucht. Schlußfolgerung: ?
63. Giuseppe Vratogna, Waldarbeit., Haus Nr. 4	6. I. 1878	Orsera (Fieberort), seit 1886 in Leme	Angeblich immer etwas Fieber	Blutbefund 31. V. negativ, ebenso am 28. VI., 12. VIII. und 26. VIII. Starb am 25. X. an einer Lungenkrankheit. Schlußfolgerung: Fieberfrei.

Name, Beruf, Hausnummer	Geburtstag	Geburtsort (wenn nicht einheimisch, seit wann im Orte)	Angaben der untersuchten Person oder ihrer Angehörigen über frühere Fieberanfälle	Beobachtungen des Verfassers
64. Johanna Vratogna, Ehefrau von 63, Haus Nr. 4	7. VIII. 1879	Terviso (seit 14. VI. 1901 in Leme)	Angeblich nie Fieber	Blutbefund 28. VI. negativ, 26. VII. ebenso. Am 7. VIII. erster starker Fieberanfall, seitdem täglich und fast kontinuierlich bis 12. VIII. Fieber. Blutbefund am 12. VIII. mittags 12 Uhr (Temperatur 40,7 °): Alle Stadien des Tropica-Parasiten, sogar Schizogonie im peripheren Blut, vereinzelte Gameten. Chininkur. 26. VIII. fieberfrei (angeblich seit einer Woche). Blutbefund: sehr zahlreiche ♂ und ♀ Tropica-Gameten. Blieb auch im September fieberfrei. Blutbefund am 29. X.: einzelne ♀ Tropica-Gameten. Schlußfolgerung: Tropica-Neuinfektion (mehrfache Infektion).

2. Material für das Studium der geschlechtlichen Fortpflanzung der Malariaparasiten im Körper der Mücke.

Das Mückenmaterial für diese Untersuchungen stand mir hier in Rovigno in überreicher Menge zu Gebote. Eine Beschreibung der Wasserverhältnisse der näheren Umgebung Rovignos hat Kerschbaumer in seiner Monographie der Mückenbiologie gegeben (1901, S. 36). Auch ich habe im Laufe des verflossenen Jahres an denselben Lokalitäten, welche dieser Forscher untersuchte, viele biologische Beobachtungen und Experimente über die Entwicklung der Anophelen gemacht; da ich aber der Ansicht bin, daß Schlußfolgerungen aus biologischen Einzelbeobachtungen nicht im Laufe einer so kurzen Zeit, wie es ein Sommer ist, gezogen werden dürfen, werde ich meine Notizen erst später, nach Beendigung dieser Untersuchungen mitteilen. Wie richtig diese Ansicht ist, geht aus einer Beobachtung hervor, die mich gerade zu einer entgegengesetzten Anschauung über die Lebensweise der Mückenlarven geführt hat, wie Kerschbaumer, obwohl ich an derselben Stelle beobachtet habe. Kerschbaumer zieht aus einer Reihe von Einzelbeobachtungen, die sich nur auf ein Jahr erstrecken, den Schluß (S. 111): „Die Stechmücken entwickeln sich nicht in Seen, Seeteichen, Teichseen und in Teichen, Sümpfen, welche tiefer sind als durchschnittlich 1 m“. Die Beobachtungen, welche zu diesem Resultat führten, sind auf Seite 107—109 geschildert. Als eine der wichtigsten führt Verfasser das Fehlen der Anopheles-Larven in dem großen Teiche bei Rovigno (Lago di Ran) während des ganzen Sommers 1900 an. (Ausdehnung des Teiches nach Kerschbaumer (S. 37) 160 × 80 m, Tiefe 3—7 m.) Nun habe ich aber gerade aus diesem tiefen Teich, ebenso wie aus einem zweiten (den beiden einzigen größeren Wasseransammlungen bei Rovigno) regelmäßig mein Anophelen-Material bezogen. Von Anfang Mai bis Ende November fehlten in beiden Teichen niemals weder Eier noch Larven noch Puppen von Anopheles claviger (selten A. bifurcatus), vielmehr waren sie stets in reicher Menge vorhanden.

Da Kerschbaumer auf dieses Hauptresultat seine Theorie der Mückenvernichtung aufbaut, bin ich bezüglich der Erfolge seines Vorgehens selbst in dem wasserarmen Istrien etwas skeptisch.

Meine Beobachtungen führen mich vielmehr zu der Anschauung, daß die Wassertiefe nur ein nebensächlicher Faktor sekundärer Art bei der Verbreitung der Mücken ist und daß

das Vorkommen derselben außer von der Temperatur in erster Linie von den biocoenotischen Lebensbedingungen, d. h. von dem Zusammenleben mit anderen Lebewesen, Pflanzen und Tieren, abhängig ist. In den tiefsten Gewässern können die Anopheles-Larven leben, wenn sie Wasserpflanzen finden. Näheres hierüber will ich aber aus den erwähnten Gründen erst nach wiederholter Kontrolle und Variation der Beobachtungen und Experimente mitteilen.

Bezüglich der Ernährungsweise der Anopheles-Larven kann ich viele der zahlreichen schönen Beobachtungen Kerschbaumers bestätigen[1]), wie ich überhaupt das ganze Buch des Verfassers reich an guten Einzelbeobachtungen finde und nur die etwas voreiligen Schlußfolgerungen bedauern muß. Auch über die Ernährung der Mückenlarven, über welche ich nicht nur zahlreiche statistische Untersuchungen (des Darminhalts und der gleichzeitig an den Wohnorten der Larven vorhandenen Nährobjekte), sondern auch Versuche im Laboratorium angestellt habe, werde ich erst später ausführlich berichten. Ich will hier bei Besprechung der Materialbeschaffung für die experimentelle Infektion der Mücken mit den Parasiten nur die aus den Beobachtungen für die Praxis wichtigsten Momente erwähnen. Ich halte die Anopheles-Larven mehr für Fleisch-, die Culex-Larven für Pflanzenfresser. Daher fütterte ich die zur Zucht der Mücken verwendeten Larven des Anopheles claviger mit anderen Tieren, in erster Linie nach dem Vorschlage Kerschbaumers mit Cladoceren. Ich kultivierte die letzteren in besonderen Aquarien, hielt die Anopheles-Larven in kleinen (10—15 cm breit, 4—5 cm tief), mit grünen Siphoneen und anderen grünen Wasserpflanzen versorgten Glasschalen (aber stets in geringer Anzahl in einer Schale, selten mehr als 20), filtrierte täglich einige Dutzend Daphniden ab, zerhackte sie mit einem Messer und streute sie auf die Oberfläche der Anopheles-Behälter. Hat man keine Krebse, so kann man mit demselben Erfolge auch junge Culexbrut verfüttern, ebenfalls in zerkleinertem Zustande. Die Aufzucht der Anophelen vom Ei macht so gar keine Schwierigkeiten. Faulig darf das Wasser nicht werden, es empfiehlt sich daher, es etwa jeden dritten Tag zu wechseln. Wer sich genauer über die sehr einfache Methodik des Fanges und der Aufzucht der Mücken orientieren will, der sei auf die ausführlichen Schilderungen bei Kerschbaumer (1901), Grassi (1901, S. 74), Ruge (1901) u. a. hingewiesen, die viele guten Ratschläge enthalten.

Ich hielt die für die Infizierung bestimmten selbstgezogenen Anopheles claviger[2]), ♂ und ♀ zusammen, in großen, mit Gaze bedeckten, viereckigen Glasgefäßen; dieselben enthielten außer trockenem Reisig (Grassi) ein Schälchen mit Wasser, einige täglich gewechselte blühende Blumen und feingeschnittene Früchte verschiedener Art, letztere wurden auch häufig durch eine Schale mit Himbeer- und Kirschsaft ersetzt; die ♂ wie die ♀ können bei dieser Fruchtnahrung über 2 Monate gut ernährt werden. Die Begattung konnte ich wiederholt beobachten, sie fand ausnahmslos am späten Nachmittag oder zu Beginn der Dämmerung statt. Das ♂ blieb mit dem ruhig sitzenden Weibchen 10 Minuten bis eine halbe Stunde verbunden. Die Stellung der Körper ist nicht wie bei den Tipuliden entgegengesetzt, sondern der ♂ sitzt auf dem ♀, wie bei den Fliegen. Genaueres, über die Beinstellung usw., werde ich bei der Besprechung der biologischen Beobachtungen später mitteilen.

Da ich, wie erwähnt, eine Person mit Tertianagameten im eigenen Hause hatte (mein Dienstmädchen), war die Versuchsanordnung zur Infektion der Anopheles-Weibchen sehr bequem. Das Schlafzimmer der Person war klein, mit hell getünchten Wänden. Das Fenster wurde

[1]) cf. auch die zahlreichen Notizen über die Anopheles-Biologie bei Grassi (1900, 1901).

[2]) Anopheles bifurcatus habe ich hier nur selten als Larve beobachtet; cf. auch Kerschbaumers Arbeit.

geschlossen gehalten und gegen Abend in dem Zimmer eine kleine Anzahl Mücken (5—10) freigelassen. Dieselben suchte ich dann am anderen Morgen von den leicht übersehbaren Wänden und der Decke ab und habe sie stets vollzählig und mit seltenen Ausnahmen auch mit Blut gefüllt vorgefunden. Sie wurden nun zur weiteren Entwicklung in dem Thermostaten bei 26—30° C. gehalten (cf. Grassi u. a.). Um die ersten Stadien der geschlechtlichen Tätigkeit der Parasiten zu erhalten (10 Minuten bis 12 Stunden nach dem Saugen), ließ ich die Mücken nach der von Grassi und anderen geübten Methode in einem Reagenzglas auf der Hand stechen, muß aber sagen, daß meine Mücken nicht immer leicht zum Stechen zu veranlassen waren. Viele taten es überhaupt nicht.

Die Ernährung der infizierten Mücken erfolgte teils mit Früchten (hierbei entwickelten sich die Parasiten gut, aber die Eier kamen nie zur Ablage), teils mit Blut; zu diesem Zweck ließ ich die Mücken nach beendeter Verdauung des Blutes im Magen (was ja von außen leicht zu sehen ist) in Behälter, welche irgendein kleines Säugetier enthielten. Ich benutzte mit gutem Erfolge Maulwürfe, Ratten und Mäuse.

Bei der künstlichen Infektion in der angedeuteten Weise fand ich etwa die Hälfte der benutzten Mücken infiziert[1]). In Michele di Leme wurden auch alle in den Häusern der Malariakranken gefangenen Mücken untersucht, doch war der Prozentsatz der infiziert gefundenen außerordentlich viel geringer, 5—16 % in den Monaten Juli—August. Eine genauere Statistik wird in der Arbeit über die Tropicaparasiten gegeben werden.

Daß nicht alle Infektionsversuche an den Mücken positiv ausfallen, hat Grassi (1901, S. 115) in ausführlichen Darlegungen erklärt. Einen weiteren Grund werden wir darin finden, daß die ♂ Gameten der Parasiten im Blut früher absterben als die ♀; daher ist das Blut der Kranken, obwohl es Parasiten enthält, doch nicht stets geeignet zur Infektion (cf. den Abschnitt über die Mikrogametocyten). Im übrigen bin ich ebenso wie Grassi auch zu der Überzeugung gekommen, daß es Anophelen gibt, die von Natur immun gegen die Malaria-Infektion sind. Diese Ansicht bedarf aber der weitgehendsten experimentellen Prüfung, denn ich glaube, daß sie eine große Bedeutung für die Erklärung des allmählichen Erlöschens der Malaria an vielen Orten ist. Es läßt sich nicht bezweifeln, daß es viele Orte gibt, die reich an Anophelen sind, früher Malaria gehabt haben, aber zurzeit frei davon sind. Ich erinnere nur an England und viele Gegenden Deutschlands; auch in Italien mehren sich die Angaben über solche Lokalitäten (Celli und Gasperini, 1901). Ebenso berechtigt wie die Annahme, daß der Mensch Immunität gegen Malaria erwerben kann, scheint mir auch die Hypothese, daß hierzu der andere Wirt, die Mücke, imstande ist, denn Malaria ist ja auch bei diesen Tieren eine Krankheit. Es dürfte daher die experimentelle Prüfung dieser Frage sich wohl verlohnen.

Untersuchungsmethoden.

Ebenso wie bei meinen Untersuchungen an Coccidien habe ich auch bei den Malariaparasiten das Studium des lebenden Objektes in den Vordergrund gestellt. Die Beobachtung der lebenden Malariaparasiten ist in neuester Zeit, durch die Fülle der vorzüglichen Färbungsmethoden, so in den Hintergrund getreten, daß man in den meisten modernen Abhandlungen

[1]) Zu bemerken ist aber, daß längere Zeit nach den Anfällen die Infektion oft mißlang, was an dem frühen Absterben der Mikrogametocyten im Blut liegen dürfte (cf. das Kapitel über die Gameten), diese Fälle sind bei der Berechnung des Prozentsatzes der Infektionen nicht eingerechnet.

kaum noch etwas von lebenden Malariaparasiten erfährt. Angeblich soll man an der lebenden Parasitenzelle nichts Genaueres sehen. Meine Beobachtungen belehrten mich aber bald, daß man mit guten Linsen, gutem Licht und einiger Erfahrung in der Kunst der Blendenbenutzung (die nicht ganz leicht ist), fast alle Eigentümlichkeiten gröberer Art, aber auch viele feinste Strukturen an der lebenden Malariazelle erkennen kann; dies gilt vor allen Dingen für den Kern. Ich habe denselben oder dieselben bisher noch fast bei jedem Stadium auch im Leben gefunden, nicht so deutlich zwar, wie an einem Romanowsky-Präparat, aber auch nicht viel undeutlicher als bei den meisten anderen Protozoen. Ich glaube allerdings, daß zum Studium der lebenden Protozoenzelle etwas mehr mikroskopische Übung und systematische Schulung des Auges gehört als zum Erkennen gefärbter Strukturen. Ich empfehle aber gerade als ausgezeichnetes Übungsobjekt, um diese Schulung zu erreichen, die Haemosporidien. Man studiere zunächst ein bestimmtes Stadium gut gefärbt nach Romanowsky oder sonst wie; dann ziehe man den Farbstoff langsam aus und beobachte immer wieder; ist dann gar keine Farbe mehr drin, so wird man nach einiger Zeit der Übung trotzdem noch die wichtigsten Strukturen recht deutlich erkennen und kann dann auch sicher sein, daß man bei Beobachtung des lebenden Stadiums dasselbe nicht mehr strukturlos, wie vielleicht am Anfang finden wird. Ich komme bei meinen Protozoenstudien allmählich immer mehr zu der Überzeugung, daß ein gut konserviertes Präparat nicht viel mehr zeigt als das lebende Objekt, vorausgesetzt, daß es überhaupt untersuchbar (d. h. ohne Schale oder dünn genug usw.) ist und empfehle den Forschern, welche jede Plasma- wie Kernstruktur oder Centrosomen usw. für Kunstprodukte halten, wie es z. B. im Extrem Alfred Fischer tut, sich nur einige Jahre mit den Protozoen zu befassen; ich bin überzeugt, daß sie dann doch sogar die Bütschlischen Alveolen sehen werden. Die Malariaparasiten lassen sich besonders leicht und bequem lebend studieren, und die Kombination der Entwicklungsstadien macht wenig Schwierigkeiten. Die Entwicklungsdauer im Blut ist ja bekannt, man kann mit der nötigen Vorsicht denselben Parasiten gut 3—4 Stunden unter dem Mikroskop beobachten, ohne daß er in seiner normalen Entwicklung wesentlich gestört wird. Die einzelnen Beobachtungsreihen sind hier also nicht kürzer wie bei den Coccidien und es gelingt ebenso leicht wie dort sie zum vollständigen Entwicklungszyklus zusammenzustellen.

Anfangs ging ich bei der Entnahme des Bluts für die Beobachtung der lebenden Parasiten besonders vorsichtig zu Werke, indem ich mich der Methode F. Plehns ([90] S. 10, 12) bediente. Das Blut wurde unter Vaselinabschluß dem Finger entnommen und auf einem Deckglas mit einem Tropfen flüssigen Paraffins aufgefangen, kam also fast gar nicht mit der Luft in Berührung und wurde dann sofort in das geheizte Mikroskop gebracht. Nachdem ich aber beobachtete, daß in einem gewöhnlichen Präparat, das nur schnell gemacht und mit Vaseline umrandet ist, die Parasiten beinahe ebenso lange lebendig und beweglich bleiben, habe ich die komplizierte Methode Plehns ganz aufgegeben. Neuerdings benutzte ich für manche Beobachtungen mit Vorliebe die feuchte Kammer nach F. E. Schulze. Sie wird mit grünen Algen (fast ohne Wasser) beschickt und zugedeckt in den Thermostaten (etwas über 37°) bis zur Benutzung gestellt. Zugleich wird der heizbare Objekttisch (ich benutze in neuerer Zeit nur den von Pfeiffer konstruierten, früher den M. Schultzes) auf 38—39° C. gebracht. Nach diesen Vorbereitungen wird das Blut entnommen; ich steche mit einer Nadel oder Lanzette eine ziemlich tiefe Wunde, so daß sofort ein großer Blutstropfen austritt; der zweite Tropfen wird mit einem vorgewärmten runden Glasstab, den ich eine kurze Strecke über den Tropfen ziehe, aufgefangen und sofort mit der bestrichenen Seite des Stabes über ein Deckglas (vorgewärmt) gefahren. Das Deckglas wird so schnell wie möglich mit dem leeren, welches die feuchte Kammer ver-

schloß, ausgewechselt, mit Vaseline umrandet und das Präparat auf den heizbaren Objekttisch gebracht. Die Benutzung des Glasstabes an Stelle eines Deckglases oder Objektträgers empfiehlt sich auch für die Herstellung der gewöhnlichen Blutausstriche, die damit leichter gut geraten als mit dem Deckgläschen, namentlich, wenn es, wie bei der nassen Fixierung, schnell gehen soll.

Über die Präparation der infizierten Mücken zur Untersuchung der lebenden Parasiten haben Grassi (1901, S. 79) und Ruge (1901) sehr eingehende und gut brauchbare Angaben gemacht, denen ich gefolgt bin. Kleine Abweichungen werden bei der Schilderung meiner Beobachtungen in den folgenden Kapiteln hier und da erwähnt. Über die Infektion der Mücken und die Zucht derselben vgl. den vorigen Abschnitt. Als Untersuchungsmedium für das Studium der lebenden Stadien der Sporogonie habe ich (nach Feststellung, daß die meisten Flüssigkeiten, die auch scheinbar indifferent sind, wie Normalsalzwasser, Eiweiß u. a. schädigend wirken) schließlich nur die Körperflüssigkeit aus dem Abdomen der Anophelen benutzt. Vor der Präparation der infizierten Mücke, deren Darm oder Speicheldrüsen zur Untersuchung kommen sollte, zog ich 6—10 anderen Anophelen den Darm heraus, was nach einiger Übung in wenigen Minuten vollendet ist, schnitt die Abdomina mitten durch und tupfte die austretende Flüssigkeit, die mehr oder weniger spärlich ist, auf die Mitte eines Deckglases, bis dieses mit einem kleinen Tröpfchen bedeckt war; dann erst wurde der Darm des infizierten Tieres herausgezogen oder die Speicheldrüsen herauspräpariert und in den Tropfen gebracht usw. In dem gut umrandeten Präparat halten sich die Cysten ausgezeichnet und scheinen sich mindestens 24 Stunden (im Thermostaten bei ca. 28—30°) normal weiter zu entwickeln.

Ich habe auch einige Versuche der Vitalfärbung mit Methylenblau und Neutralrot (Prowazek) gemacht, sowohl an den Stadien der Schizogonie wie der Sporogonie, aber ohne wesentliche Vorteile für die Beobachtung zu erzielen; das einzige wäre, daß man bei Methylenblau-Anwendung genau weiß, wann die Parasiten abgestorben sind, denn erst in dem Moment des Absterbens färben sich die Kerne deutlich.

Die Konservierung und Färbung der Parasiten macht einige Schwierigkeiten, dies gilt besonders für die im Blut lebenden Stadien. Die jetzt in der Malariaforschung fast allein geübte Methodik der Trockenpräparate stammt aus der Bakteriologie und leistet für gewöhnliche diagnostische Zwecke und für das Studium der gröberen Struktur die besten Dienste; Tatsache ist ferner, daß man bei keiner anderen Methode die roten Blutkörperchen so schön rund erhält, wie beim Antrocknen. Aber die feinere Struktur der teilweise recht flüssigkeitsreichen Parasiten leidet natürlich bei dieser Methode arge Störungen; deswegen habe ich zur Kontrolle des am lebenden Objekt Beobachteten außer Trockenpräparaten auch stets eine Anzahl feucht konserviert. Um die Parasiten gut zu erhalten, ist eine ausgezeichnete Methode die Fixierung mit Herrmannscher Flüssigkeit (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure). Ich verfahre folgendermaßen: Ich lasse einige Tropfen Blut direkt in ein Zentrifugiergläschen, das die auf 60—70° erwärmte Fixierungsflüssigkeit enthält, hineinfallen und zentrifugiere das Blut sofort wieder aus, wasche tüchtig mit destilliertem Wasser, dem einige Tropfen Grenachers Hämatoxylin zugesetzt werden und untersuche nach einstündiger Einwirkung der Farbe entweder sofort im Wasser, Glyzerin, essigsaurem Kali (besonders gut für die achromatischen Kernstrukturen) oder bringe das Blut in der Zentrifuge durch die Alkoholstufen steigender Konzentration bis auf Xylol und bette dann in Cedernöl ein. Die Tüpfelung der vom Parasiten befallenen Blutkörper ist hierbei sehr gut zu erkennen und besonders deutlich der achromatische Teil der Kerne. — Für das Studium der chromatischen Substanz ist Sublimatfixierung geeigneter. Ich benutzte die von mir schon so oft erprobte Mischung von 2 Teilen konzen-

trierter wässeriger Sublimatlösung und 1 Teil Alkohol absolutus, die in erwärmtem (60—70°) Zustande angewandt wird. Entweder lasse ich auch hierbei Blut direkt hineinfallen und verfahre wie beim Osmiumgemisch (nur daß ich beim Auswaschen Jodalkohol nehme) oder ich fixiere die Ausstriche auf Deckgläschen, was bei Färbung nach Heidenhain oder Romanowsky sogar notwendig ist.

Das mit Blut wie für ein Trockenpräparat bestrichene Deckgläschen lasse ich sofort nach dem Ausstreichen wagerecht auf die in einem Uhrschälchen befindliche erhitzte Mischung fallen, gieße diese sofort ab und setze kältere Mischung dazu. Nach wenigen Minuten kommt das Deckglas in den $60^0/_0$igen Jodalkohol, dann durch die Alkoholstufen bis auf absoluten Alkohol und kann nun beliebig gefärbt werden. Für das Studium der feineren Plasmastruktur leistet die hervorragendsten Dienste die Heidenhainsche Eisenhämatoxylintinktion, und zwar muß man sehr lange färben. Ich beize 24 Stunden und färbe ebenso lange. Für die Färbung des Kerns ist die von Ziemann, Nocht und anderen[1]) verbesserte Romanowskysche Färbung ganz ausgezeichnet. Nur ist sie mit Vorsicht zu benutzen, weil sie oft überfärbt und Strukturen vortäuscht, die gar nicht vorhanden sind. Ohne Kontrolle durch Hämatoxylin darf man keine Schlüsse über Kernstrukturen bloß nach Romanowsky-Präparaten ziehen. Da diese Angelegenheit für die Auffassung der Kernvermehrungsvorgänge beim Malariaparasiten große Wichtigkeit besitzt, wie wir sehen werden, muß ich schon hier etwas näher auf dieselbe eingehen. Schon als ich die ersten nach Romanowsky gefärbten Malariaparasiten sah (es war im Jahre 1897, Herr Dr. Ziemann demonstrierte mir im hygienischen Institut zu Berlin die Präparate, welche er in seiner Arbeit photographiert hat), fiel mir die Verschiedenheit in der Färbung auf, manche Kerne waren dick, schwarzrot und ließen keine feinere Struktur erkennen, andere waren fast ungefärbt[2]). Besonders auffallend waren die Kernvermehrungsstadien, bald waren in den Zellen einige unregelmäßig gefärbte kleine Brocken zu sehen, bald schienen sie ganz vollgestopft mit Chromatin. Ich hatte damals gerade dieselben Stadien mit Grenachers Hämatoxylin gefärbt und machte Herrn Dr. Ziemann darauf aufmerksam, daß mir seine Methode die Kerne zu überfärben scheine. Ich erzählte ihm auch, daß ich in den mit Hämatoxylin gefärbten Kernen achromatische Strukturen stets erkennen könne, was bei seiner Färbungsmethode mir nur selten der Fall zu sein schiene. Inzwischen ist nun die Färbungsmethode durch Nocht, Zettnow und besonders Maurer genauer studiert und verbessert worden. Doch gab sie trotzdem noch sehr variable Resultate (was ebenso wie bei Heidenhains Methode in mancher Hinsicht ein Vorzug, in anderer ein Nachteil ist). Maurer (1900, S. 119) hat in seiner sehr verdienstvollen Arbeit nachgewiesen, daß man ganz verschiedene Grade der Färbungsintensität je nach dem Mischverhältnis von Methylenblau und Eosin erhält. Er unterscheidet 4 Grade. Bei dem I. Grade sind die Kerne der Malariaparasiten nur sehr schwach gefärbt, oft farblos, bei dem IV. Grade erscheint der Kern des Malariaparasiten um das 4—6fache vergrößert rot gefärbt. Ich muß bezüglich des Näheren auf die Arbeit verweisen. Hier will ich nur erwähnen, daß ich die Angaben Maurers ganz bestätigen kann. Ein Blick auf die Fig. 55*a* und *b*, 72*a* und *b*, 74*a* und *b* der Tafel XXII kann die Täuschungen, welche durch die verschiedenen Färbungsstufen hervorgerufen werden, illustrieren. Die Figuren zeigen dasselbe Objekt

---

[1]) cf. Michaelis (1901, S. 763), Nocht ([98] S. 939; [99] S. 17, 764), Reuter (1901), Romanowsky [91], Ruge (1900a, b, 1901b), Ziemann [98a].

[2]) Was ja Ziemann zu seiner Theorie von der Degeneration der jetzt als Gameten erkannten Gebilde geführt hat, daß er aber teilweise recht hatte, glaube ich doch (cf. den Abschnitt über die Mikrogametocyten).

bei Färbungsgrad II und IV nach Maurer. Bei Besprechung der Kernvermehrung komme ich noch einmal hierauf zurück. Trotz dieser Unsicherheit wird man die prachtvolle Romanowsky-sche Färbung nicht mehr in der Malariatechnik entbehren und kommt es nur darauf an, sie stets mit anderen Kernfärbungen, die zwar viel mattere Bilder geben, aber nicht überfärben, zu kontrollieren. Ich bin daher bei meinen Untersuchungen folgendermaßen verfahren. Die mit Sublimat-Alkohol fixierte und bis auf absoluten Alkohol gebrachten Deckgläser werden wieder durch die Alkoholstufen bis auf Wasser gebracht und kommen dann auf 24 Stunden in die Romanowsky-Nochtsche[1]) Mischung. Will man nun ein überfärbtes Präparat sehen, so braucht man nur mit Wasser abzuspülen, zu trocknen und in Cedernöl einzuschließen. Ich habe fast niemals Überfärbung erhalten, wenn ich weiter auf dem nassen Wege verfahre, d. h. abspülen mit Wasser und dann schnell durch die Alkoholstufen bis Xylol, dann wird gerade soviel Farbstoff ausgezogen, daß man die reine Kernfärbung erhält. Nun studierte ich das so gewonnene Präparat und zeichnete die für meine Zwecke wichtigen Stadien mit dem Zeichenapparat. Dann wurde zur Kontrolle die Hämatoxylinfärbung (Grenachers 24 Stunden bei 30° oder Eisenhämatoxolin, cf. vorher) vorgenommen. Das Deckglas wurde, nachdem ich mir seine Lage auf dem Objektträger durch Diamanstriche fixiert hatte (für die Noniusnotizen) abgelöst, wieder durch Xylol, Alkohol, Wasser bis in die betreffende Farbe gebracht usw. Man kann so dasselbe Präparat in der verschiedensten Weise färben, ohne es zu schädigen und lernt dieselben Stadien gründlich kennen, denn bei häufiger Untersuchung sieht man stets mehr als bei einmaliger.

Von großer Wichtigkeit, insbesondere für die Unterscheidung der Gameten von den Schizonten ist das genauere Studium der Exkrete der Malariaparasiten, welche sie bei ihrem Wachstum als braun gefärbtes Pigment im Plasma aufspeichern. In gefärbten Präparaten sind oft die kleinsten Teile derselben schwer zu erkennen; besonders bei den Gameten macht sich ferner die Schwierigkeit geltend, die einzelnen, ebenfalls dunkel gefärbten Chromatinbrocken von naheliegenden Pigmentstäbchen zu unterscheiden. Ich habe nun eine einfache aber sichere Methode gefunden, um das Pigment stets zu erkennen und in seinen kleinsten Teilen zu studieren. Sie besteht in der Untersuchung der Parasiten im polarisierten Licht. Das Pigment aller Malariaparasiten ist nämlich in allen Stadien derselben doppeltbrechend und leuchtet bei gekreuzten Nicols prachtvoll aus dem vollkommen dunklen Parasitenkörper hervor. Man kann mit dem Zeichenapparat auf diese Weise reine Pigmentbilder entwerfen, wenn man mit weißer Tusche auf schwarzem Papier die Konturen der Pigmentkörner bei starker Vergrößerung nachzieht. Dreht man dann das Prisma, so kann man in diese Pigmentbilder das Farbenbild eintragen. Natürlich muß man stärkste künstliche Beleuchtung für das Mikroskop verwenden und selbst im Dunkeln sitzen. Ich hoffe, daß diese Entdeckung der Doppeltbrechung des Pigments ebenso wie mir, auch vielen anderen Malariaforschern gute Dienste leisten wird; auch als diagnostisches Hilfsmittel dürfte sie eine Bereicherung der Malariatechnik darstellen.

Die Ausstriche von Milz und Knochenmark, die ich bei den Sektionen im hiesigen Seehospiz erhielt, wurden ebenso wie die Blutausstriche mit Sublimat-Alkohol fixiert und nach verschiedenen Methoden gefärbt; außerdem wurden stets kleine Gewebstückchen in toto konserviert (Sublimat-Alkohol oder Herrmannsche Mischung) und nach Paraffineinbettung in Schnittserien zerlegt. Zur Färbung der Schnitte gebrauchte ich die verschiedensten Methoden, be-

[1]) Ich habe auch die anderen neueren Angaben (cf. Anm. S. 372) teilweise probiert, finde aber Nochts Verfahren am bequemsten und sichersten.

sonders verschiedene Hämatoxyline (Hämalaun nach Mayer, Rawitzs Glyzerin-Alaun-Hämatein, Eisenhämatoxylin u. a.) mit oder ohne Kombination mit Eosin oder Bordeauxrot. Das Nähere wird bei den betreffenden Beobachtungen gesagt werden. — Die Ausstriche aus dem Blut, welches längere oder kürzere Zeit im Darm des Anopheles gewesen war (für das Studium der Befruchtung und Ookinetenbildung) wurden ebenso behandelt wie die Blutpräparate. Oft wurde aber auch der ganze Darm mit Inhalt konserviert (Sublimat-Alkohol) und dann in dünne Schnitte zerlegt. Dasselbe Verfahren kam bei den Cysten in Anwendung. Für die Anfertigung von Totalpräparaten der Oocysten braucht man den Darm nur auf einem Deckglas in der Leibeshöhlenflüssigkeit zerzupfen, die Fetzen etwas verteilen und das Deckglas mit der bestrichenen Seite auf die heiße Sublimatmischung wagerecht auffallen zu lassen. Es sind soviele koagulierende Substanzen in der Flüssigkeit, daß alle Darmteilchen und etwa losgelöste Cysten, sowie Sporozoiten an dem Deckglas haften bleiben und beliebig weiter behandelt werden können. Zur Durchfärbung der Cysten hat sich wie bei den Coccidien besonders lange Einwirkung von stark verdünntem Hämatoxylin (nach Grenacher u. a.) bewährt. Als Einschlußmittel für alle Präparate wurde außer dem schon erwähnten Glyzerin und essigsauren Kali nicht Kanadabalsam, sondern, nach dem Vorschlage Kochs, allein reines Cedernöl (Immersionsöl) verwendet. Die zarten Färbungen halten sich hierin, wenn die Präparate möglichst vor Licht geschützt aufbewahrt werden, sehr gut.

Unentbehrlich für das Studium der Malariaparasiten ist ein verschiebbarer Objekttisch mit Nonien. Ich verwendete den neuen großen Kreuztisch von Zeiß. Zur Untersuchung benutzte ich zuerst ein großes Stativ von Seibert, mit den apochrom. Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 8, 12, 18, später das große Mikroskop von Zeiß mit der entsprechenden Immersion dieser Firma und den Okularen 2, 4, 6, 8, 18. Der Polarisationsapparat stammte ebenfalls von Zeiß.

Als Lichtquelle wurde außer Tageslicht für die stärkeren Vergrößerungen Acetylen- und Gasglühlicht, für die stärksten Zirkonlicht benutzt.

Schaudinn 1899 und Lühe 1900	Roß 1898	Roß 1899 und 1900	Ray Lankester 1900
Schizogonie	—	—	—
Schizont	Sporulating Form	Sporocyt (Jugendform: Amoebula s. Myxopod)	Oudeterospore
Merozoit	—	Spore: wird später, nach dem Eindringen in ein rotes Blutkörperchen, zur Amoebula (s. Myxopod)	Nomospore
Makrogamet	—	Makrogamet (female Gametocyte) } Jugendform; Amoebula s. Myxopod	Gynospore
Mikrogametocyt	Flagellated Body	Male Gametocyte } Jugendform; Amoebula s. Myxopod	—
Mikrogamet	Flagellum	Mikrogamet	Androspore
Ookinet } (Copula, Sporont)	Vermicule	} Zygote	} Gametospore
Oocyste } (Copula, Sporont)	Coccidium	} Zygote	} Gametospore
Sporoblast	—	1899: Zygotomere 1900: Mere, wird zur Blastophore	—
Sporozoit	Germinal Rod.	1899: Zygotoblast 1900: Blast	Gametoblast s. Gametoklast s. Filiform young
Sporogonie	—	—	—

Nomenklatur der Entwicklungsstadien der Malariaparasiten.

Im Jahre 1899 habe ich bei Darlegung der Übereinstimmung der Resultate der neueren Coccidien- und Malariaforschung, die von mir für den Zeugungskreis der Coccidien[1]) eingeführte Nomenklatur auch auf den der Malariaparasiten übertragen. Grassi (1900, 1901) hat in seiner Monographie eine vollständig abweichende Namengebung angewandt und andere Forscher (Koch, Roß, Ruge) gebrauchen in ihren Arbeiten Mischungen der verschiedensten Bezeichnungen, teils termini technici, teils Vulgärnamen.

Während die Nomenklatur Grassis meines Wissens bisher nur von Lang (1900) angenommen ist, hat die meinige eine größere Anzahl von Autoren benutzt. Ich erwähne hier nur Blanchard (1900), Celli (1900a teilweise), Doflein (1901), Kerschbaumer (1901), M. Koch und Coenen (1901), Lühe (1900 usw.), Mesnil (1900 teilweise), Neveu-Lemaire (1901), Ruge (1901b teilweise)[2]), v. Wasielewski (1901) u. a. — Lühe (1900) hat sich der dankenswerten Mühe unterzogen, die gleichbedeutenden Bezeichnungen für die einzelnen Stadien der Malariaparasiten, die sich in den verschiedenen bekanntesten Malariaarbeiten finden, in einer tabellarischen Übersicht zusammenzustellen. Zum leichteren Verständnis für die in die Malarialiteratur neu eindringenden Leser kann ich nichts besseres tun, als die Tabelle Lühes[3]) hier zum Abdruck zu bringen. Daß ich meine Nomenklatur auch in dieser Arbeit anwende, ist wohl natürlich.

---

[1]) (und früher Rhizopoden [Trichosphaerium]).

[2]) Ruge gebraucht einige meiner Bezeichnungen, ohne zu wissen, daß sie von mir stammen, z. B. S. 6, wo er von „schizontes" (engl. Autoren) spricht. Da das Buch Januar 1901 (Vorwort) geschrieben ist, könnte der Verfasser eines Lehrbuches über Malaria doch Lühes Ergebnisse gelesen haben, wenn er auch meine Publikationen nicht kennt.

[3]) Lühe schreibt am Schlusse seiner eingehenden Kritik über die Malaria-Terminologie: Die von Schaudinn vorgeschlagene Nomenklatur halte ich auch heute (d. h. nach dem Erscheinen von Grassis Monographie) für die beste, schon allein deswegen, weil sie am meisten Namen enthält, welche in demselben Sinne bei anderen Protozoen angewandt, bereits Gemeingut der zoologischen Wissenschaft geworden sind.

Harvey Gibson 1990	Koch 1899	Grassi 1898—1899	Grassi 1900
—	endogene Entwicklung	Sporulation (fase asporulare)	Monogonia (generazione neutrale) per sporogonia conitomica
—	erwachsener Parasit	amoeboide Form	Mononte
—	Teilungskörper	1898: Amoebula 1899: Sporozoit	Sporozoito (monogonico)
Ovum	weiblicher Parasit	Makrogamet s. Ooid	Makrospora } Gameti
—	männlicher Parasit	1899: Mikrogametogen	Anteridio } Gameti
Sperm	Spermatozoon	Mikrogamet s. Spermoid	Microspora } Gameti
} Oosperm	Würmchen coccidienartige Kugel	} 1899: Zygote	Vermicolo — } Amfionte
—	—	—	Masse citoplasmatiche più o meno poligonali
Zooid	Sichelkeim	1899: Spore 1899: Sporozoit	Sporozoito (amfigonico). (Jugendform: Sporoblasto s. Sporozoitoblasto
—	exogene Entwicklung	exogene Entwicklung	Amfigonia (generazione sessuale) per sporogonia conitomica

Über die zoologischen Namen der Malariaparasiten des Menschen.

Alle neueren Untersucher der Malariaparasiten sind zu der übereinstimmenden Ansicht gelangt, daß man mindestens drei nach ihrer physiologischen Wirkung, ihrem morphologischen Verhalten und ihrer Entwicklungsgeschichte verschiedene Formen unterscheiden muß. Dieses kann als sicher gelten[1]), obwohl wir noch weit davon entfernt sind, alle Entwicklungsstadien der einzelnen Parasiten so genau zu kennen, um sie von den entsprechenden der anderen zu unterscheiden. Am genauesten bekannt dürfte dank den Untersuchungen der italienischen Malariaforscher, an deren Spitze Grassi steht, der Parasit des Tropenfiebers (= Aestivo-Autumnal Fieber der Italiener) sein. Solange wir die Unterschiede dieser Form von den beiden anderen nicht genauer präzisieren können als zurzeit (wo wir sichere Unterschiede nur bei den Schizonten und Gameten kennen), dürfte es reine Geschmacksache sein, ob man die drei Parasiten als Varietäten einer Art, als Subspezies (wie es Labbé [99] tut) oder als Arten einer Gattung [wie ich (1900) und Doflein (1901)] in das zoologische System stellt. Ganz überflüssig scheint es mir aber, daß man die Tropicaparasiten, nachdem man sie in den Grundzügen ihrer Entwicklung und in den wichtigsten morphologischen Eigenschaften als sehr ähnlich den beiden anderen Parasiten gefunden hat, in eine ganz andere Gattung stellt (dasselbe gilt von den bisher als Proteosoma, jetzt als Cytosporon (cf. Wasielewski, 1901) bezeichneten Parasiten der Vogelmalaria). Der wichtigste differente Gattungscharakter, der zur Aufstellung der Gattung Laverania berechtigen soll, ist die bohnen- oder halbmondförmige Gestalt eines Entwicklungsstadiums, des Makrogameten und Mikrogametocyten (denn Größenunterschiede oder Verschiedenheit der Entwicklungsdauer haben doch noch nie im zoologischen System als Gattungsunterschiede fungiert). Was würde man nun dazu sagen, wenn ich für mein Coccidium schubergi, das mit einem anderen Coccidium (lacazei) im Lithobius-Darm lebt, eine neue Gattung aufstellen würde, weil in der Tat, ähnlich wie bei den Tropicaparasiten der Makrogamet von Coccidium schubergi bohnenförmige Gestalt hat, während er bei Coccidium lacazei rund ist? (Nebenbei bemerkt sind bei diesen beiden Coccidienspezies die Unterschiede noch viel zahlreicher als bei den Malariaparasiten.) Ich vermute, daß die Wichtigkeit, welche die Malariaparasiten als Krankheitserreger des Menschen besitzen und welche sie als etwas ganz Besonderes erscheinen lassen, ihnen auch ihre von allem sonstigen zoologisch-systematischen Gebrauch abweichende Sonderbehandlung im zoologischen System verschafft haben. Wie man sich lange Zeit gesträubt hat, den Menschen für ein Säugetier zu erklären, so scheinen auch die Parasiten, welche die Besonderheit haben, in diesem höchsten Säugetier zu schmarotzen, nicht in dieselbe Gattung mit den ganz ähnlichen Vogelparasiten kommen zu dürfen, und nun gar der gefährliche Tropenparasit, der muß ganz besonders untergebracht werden. Wo würden wir aber mit unserem zoologischen System und mit der Fülle der Namen hingelangen, wenn wir bei allen Tiergruppen so verfahren würden, wie hier bei den drei Malariaparasiten?

---

[1]) Ob noch weitere Formen als besondere Varietäten abgetrennt werden können, wie z. B. Grassi (1901, S. 150) es bei den Tropicaparasiten zu beabsichtigen scheint (Laverania mitis und immitis, ferner (S. 34) L. immaculata) muß erst durch weitere Forschungen erwiesen werden. Tatsache ist z. B., daß hier in Istrien die Tropica stets sehr milde auftritt. Von Todesfällen an dieser Krankheit, wie sie in Italien so häufig sind, habe ich überhaupt hier nichts erfahren können, trotz vieler Nachforschungen. Indessen werde ich in meiner Abhandlung über diese Art später genauer auf diese Fragen eingehen.

Schon in der Tafelerklärung zu meiner Malariawandtafel (1901) habe ich aus den hier dargelegten Gründen den Tropicaparasiten zur Gattung Plasmodium gestellt und Doflein (1901) hat scheinbar ohne Kenntnis meiner Publikation in seinem Lehrbuche dasselbe getan. Inzwischen hat aber Lühe (1900, S. 98) nachgewiesen, daß der Speziesnamen praecox synonym zu Haemoproteus danilewskyi ist, also bei Verschmelzung dieser Gattung mit Plasmodium nicht benutzt werden darf. Das nächstjüngere Synonym von Plasmodium praecox als Tropicaparasit des Menschen ist aber Haemamoeba immaculata Grassi u. Feletti. Der Speziesname malariae darf für den Tropicaparasiten, sobald er zur Gattung Plasmodium tritt, nicht benutzt werden, weil er schon einmal in dieser Gattung vertreten ist.

Nach den zoologischen Nomenklaturgesetzen, deren Annahme von Zoologen aller Nationen erfolgt ist, heißen demnach die drei Malariaparasiten des Menschen bei Zusammenziehung der Genera Plasmodium und Laverania:

1. Plasmodium malariae (Laveran)
   (der Quartanparasit als Typus[1]) der Gattung)
2. Plasmodium vivax (Grassi u. Feletti)
   (der Tertianparasit).
3. Plasmodium immaculatum[2]) (Grassi u. Feletti)
   (der Tropicaparasit).

Die Literatur über diese Namengebung findet sich bei Lühe (1900, S. 65 u. 99) Labbé (1899, S. 81), Doflein (1901, S. 130). Namentlich die Arbeit Lühes enthält eine klare Kritik der Nomenklatur der Malariaparasiten, die auf guter Kenntnis der zoologischen Nomenklaturregeln basiert. Da der Typus der Gattung Laverania (von Grassi u. Feletti, 1890) der Tropicaparasit ist, so ist, wenn dieser zu Plasmodium gestellt wird, der Name Laverania total synonym zu Plasmodium und darf nicht in anderem Sinne gebraucht werden, obwohl später andere Arten (Laverania danilewskyi und ranarum) dazu kommen (cf. Lühe, 1900, S. 99). Hiergegen verstößt Doflein (1901, S. 149), der die Gattung Laverania mit der Spezies L. ranarum in seinem Lehrbuch aufführt.

Leider habe ich hier in Rovigno keine Literatur, um auch die Namengebung des bisher als Proteosoma bezeichneten Malariaparasiten der Vögel nach den Nomenklaturregeln festzustellen, wenn ich ihn ebenfalls zur Gattung Plasmodium stelle. Soweit ich es beurteilen kann, kommt die Namengebung Danilewskys nicht in Frage, weil er gar nicht auf dem Boden der binären Nomenklatur steht (eine Vorbedingung für die Berücksichtigung von Namen in der Literatur). Er spricht von einem „Cytosporon malariae avium“ und von einem „Polymitus malariae avium“, obenso wie er von Pseudovacuolae und Pseudospirillis spricht, denkt aber kaum, diese Namen als zoologische Gattungsnamen zu gebrauchen. Dieser Auffassung ist seiner-

[1]) Typus im zoologisch-systematischen Sinn, d. h. mit dieser Spezies wurde die Gattung aufgestellt.

[2]) Sollte sich der pigmentlose Tropicaparasit als sichere Art bestätigen, so müßte für den pigmentierten ein neuer Name gewählt werden. Viele Malariaforscher, welche die zoologischen Nomenklaturregeln nicht kennen, sträuben sich gegen nicht bezeichnende Namen, wie z. B. Plasmodium, obwohl es gar keine Plasmodien sind. So werden sie auch gegen das immaculatum einwenden, daß der Tropicaparasit ja gerade meist pigmentiert ist. Aber die Nomenklaturregeln verlangen gar nicht, daß der Name bezeichnend ist, wohl aber, daß er, wenn einmal gegeben, nach bestimmten Prioritätsgesetzen beibehalten wird. Ein Bild aus dem gewöhnlichen Leben kann dies am leichtesten erläutern. Wie viele Menschen heißen Müller ohne es zu sein? Ähnlich wie mit den menschlichen Familiennamen wird auch mit den zoologischen Art- und Gattungsnamen verfahren.

zeit nicht nur Labbé ([99] S. 80) gewesen, sondern wie ich mich aus meiner Tätigkeit bei der Generalredaktion des „Tierreich“ erinnere, die letztere. Ich halte daher die Ausgrabung des Namens Cytosporon für den Vogelmalariaparasiten durch von Wasielewski für unrichtig. Der Speziesname malariae kann natürlich bei der Einreihung des Parasiten der Vogelmalaria in das Genus Plasmodium nicht beibehalten werden, weil der Quartanparasit schon so heißt. Wie v. Wasielewsky[1]) nachweist (1901, S. 69), kommt der Name danilewskyi auch nicht in Frage, weil er total synonym zu Haemoproteus danilewsky (bei Labbé Halteridium) Grassi und Feletti, 1890) ist. Nach den Forschungen Lühes (nach freundlicher brieflicher Mitteilung) ist Haemamoeba praecox Grassi und Feletti 1890 (in Boll. mens. Accad. Cattania fasc. 14, S. 2) der älteste Name für den als Proteosoma bisher bezeichneten Parasiten, und müßte hiernach der Malariaparasit der Vögel Plasmodium praecox (Grassi und Feletti) heißen. Daß der andere Parasit der Vogelblutkörperchen, der am bekanntesten unter dem Namen Halteridium ist, eine besondere Gattung repräsentiert, halte ich auch für richtig. Wie v. Wasielewski nachweist (1901, S. 69), ist der prioritätsberechtigte Name desselben Haemoproteus Kruse.

Ebenso wie Grassi (1901), v. Wasielewski (1901) und andere, bin ich auch der Ansicht, daß beide Vogelparasiten (Plasmodium praecox und Haemoproteus danilewskyi) zahlreiche Varietäten bei den verschiedenen Wirten aufweisen dürften. Anderen Orts werde ich ausführlicher hierauf zurückkommen.

Zu den vier Arten von Plasmodium dürfte als fünfte noch der von Koch [98] entdeckte und von Kossel [99] genauer studierte Affenparasit hinzukommen, obwohl wir seine Schizogonie noch nicht kennen. Seine Gameten stimmen aber gut mit den Malariagameten überein. Laveran hat diese Art Haemamoeba Kochi getauft. Lühe (1900) will sie auch zu Plasmodium stellen. Sie heißt dann Plasmodium Kochi (Laveran).

Der Zeugungskreis von Plasmodium vivax.

1. Die Sporozoiten.

Auf den Bau der reifen Oocyste wird in einem späteren Abschnitt eingegangen werden. Es sei hier schon erwähnt, daß meine Befunde sich, was diesen Teil der Parasitenentwicklung anbetrifft, fast vollständig mit den Resultaten Grassis (1900, 1901) decken. Schon Grassi vermutet, daß die Sporozoiten in der reifen Oocyste sich durch aktive Bewegungen aus ihrer radiären Anordnung um die Restkörper entfernen. Diese Vermutung kann ich nach Beobachtungen lebender Oocysten bestätigen. Bei Zimmertemperatur (ca. 20—24° C.) sind diese Bewegungen innerhalb der Cyste nur sehr träge; die einzelnen Sporozoiten krümmen sich hier und da sichelförmig zusammen, schieben sich auch gelegentlich etwas vorwärts oder zeigen peristaltische Kontraktionen. Bei erhöhter Temperatur werden die Krümmungen lebhafter und können bei 40—42° C. ganz bedeutende Schnelligkeit erreichen, so daß die Bewegungen der einzelnen Sichelkeime nicht mehr zu erkennen sind, sondern der ganze Cysteninhalt zu strudeln scheint. Lange hält (bei der Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung) diese kontrak-

[1]) Die Figuren Kruse's beziehen sich sämtlich auf den hantelförmigen Parasiten der Vogelmalaria, der nach v. Wasielewski wieder (an Stelle von Halteridium) Haemoproteus heißen muß. Der Name „danilewskyi“ stammt aber nicht von Kruse, sondern von Grassi u. Feletti (1890 in: Boll. mens. Accad. Catania, fasc. 13, p. 4, Laverania danilewskyi = Halteridium). Letztere sind also die Autoren (Lühe).

torische Erregung nicht an, nach $^1/_2$—1 Stunde wird sie langsamer und hört schließlich ganz auf. Die Sporozoiten sind dann alle in mehr oder weniger gerade gestrecktem Zustande abgestorben.

Die schon in den Speicheldrüsen befindlichen Sporozoiten sind widerstandsfähiger, sie bleiben bei Zimmertemperatur in physiologischer Kochsalzlösung 10—12 Stunden beweglich; auch bei ihnen ist die kontraktorische Erregung bei Temperaturerhöhung zu beobachten; sie hält hier 3—4 Stunden an.

Da ich andere Unterschiede zwischen den aus reifen Oocysten und den aus den Speicheldrüsen ausgetretenen Sporozoiten nicht gefunden habe, hat die folgende Schilderung des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Entwicklungsstadien für beide Gültigkeit. — Die Gestalt der reifen Sporozoiten ist im Ruhezustande langgestreckt spindelförmig oder schwach sichelförmig gekrümmt, doch wechselt dieselbe, wie wir sehen werden, bei den Bewegungen nicht unbedeutend. Die Länge des gestreckten Keimes schwankt auch zwischen nicht engen Grenzen und zwar bei demselben Individuum sowohl (infolge von Kontraktionen) als auch bei gleichen Bewegungsstadien verschiedener Individuen. Die durch zahlreiche Messungen gefundene Mittellänge gestreckter Keime beträgt ca. 14 μ, die Minimallänge 10 μ, die Maximallänge 20 μ. Der mittlere Querdurchmesser wechselt zwischen 1 und 2 μ. Das Lichtbrechungsvermögen des Plasmas ist nicht unbedeutend, es wird bei der Kontraktion des Körpers merkbar erhöht. Die beiden Enden der Spindel laufen je nach der Kontraktion mehr oder weniger spitz zu, das bei der Bewegung nach vorn gerichtete Ende ist aber fast stets sehr fein zugespitzt und schien mir oft durch etwas stärkere Lichtbrechung von dem Hinterende unterschieden zu sein. Bei Anwendung stärkster Vergrößerung, stärksten künstlichen Lichts und geeigneter Blendung, erscheint das Plasma nicht homogen, sondern gleichmäßig fein granuliert und zwar laufen die Granulationen in parallelen Reihen über die ganze Länge des Körpers, wobei sie hinten und vorne konvergieren und undeutlich werden. Bei Sublimatfixierung und starker Färbung (z. B. Eisenhämatoxylin) stellt sich diese Granulation als feinstes Netzwerk paralleler Maschen dar, so daß ich die Struktur des Sporozoitenplasmas für eine alveoläre (im Sinne Bütschlis [92]) halte. Die im Leben sichtbaren Körnchen stellen wahrscheinlich die Knotenpunkte der Netzmaschen (Ecken zwischen den Alveolen Bütschlis) dar. Die Weite der letzteren beträgt etwa $^1/_4$ μ. Weiteres über ihre Anordnung kann man bei der Kleinheit des Objekts auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht wahrnehmen. Es machen die mannigfaltigen Bewegungen der Sporozoiten das Vorhandensein eines differenzierten Ektoplasmas (wie bei Gregarinen, manchen Coccidien und Haemosporidien) wahrscheinlich, doch wahrnehmbar ist dasselbe nicht.

Der Kern liegt beim ruhenden Keim gewöhnlich in der Mitte, an der breitesten Stelle der Spindel; er ist meist oval, mit seiner Längsachse in die Längsachse des Keimes gestellt, doch kann sowohl seine Lage als seine Gestalt bei den Kontraktionen verändert werden (cf. Fig. 2—12, Taf. IV, 41—44, Taf. V). Am lebenden Objekt zeigt er sich als glatt konturiertes, von feinen Granulationen erfülltes Bläschen, dessen Lichtbrechung etwas die des Plasmas übertrifft (Fig. 1, Taf. IV). Beim konservierten Sporozoiten (Fig. 41—44) ist der Kern mit allen Kernfarbstoffen gut färbbar. Es zeigt sich dann, daß die stärker lichtbrechenden Granulationen das Chromatin darstellen, welches wie das Plasma netzartig angeordnet erscheint. Die einzelnen Chromatinpartikel sind nicht von gleicher Größe; sie scheinen bei den Kontraktionen des Keimes bald zu größeren, bald zu kleineren Klumpen zusammengefügt zu werden (Fig. 41—44) und können so mannigfaltige Konfigurationen annehmen, auch bei mangelhafter Konservierung zu

einem einzigen nucleolusartigen Körper verschmelzen[1]). Das Vorhandensein eines besonderen Nucleolus oder eines Karyosoms habe ich nie, auch nicht vermittelst Osmiumsäure, mit Sicherheit feststellen können. Ich halte den Bau des Sporozoitenkerns ebenso wie den des Plasmas für einen alveolären, mit gleichmäßig die aus Linin gebildeten Alveolenwände erfüllendem Chromatin. Der Bau des Sporozoiten stimmt hiernach in allen wesentlichen Punkten mit dem der Coccidiensporozoiten (Schaudinn, 1900, S. 219) überein.

a) Die Bewegungen der Sporozoiten.

Für das Studium der Bewegungen der Sichelkeime traf ich anfangs keine besonderen Vorkehrungen. Der mit reifen Cysten bedeckte Darm der Mücke oder die Speicheldrüsen wurden in physiologischer Kochsalzlösung zerzupft. Hierbei platzten schon manche Cysten und entleerten ihre Sporozoiten und Restkörper in die Flüssigkeit, bei anderen half ein leichter Druck auf das Deckglas nach. Später benutzte ich, durch Grassis Angaben angeregt, die Kochsalzlösung mit Zusatz von Eiweiß und untersuchte im hängenden Tropfen. Zuletzt habe ich nur noch in menschlichem Blut, das durch frisches Serum verdünnt war und unmittelbar vor der Untersuchung entnommen wurde, die Sporozoiten untersucht und sie hierin auf dem geheizten Objekttisch am längsten am Leben erhalten, zweimal habe ich auch nach zahlreichen Mißerfolgen das Eindringen des Sporozoiten in das Blutkörperchen und die Umwandlung in einen Schizonten in sechsstündiger kontinuierlicher Beobachtung direkt verfolgt.

Ebenso wie bei den Sporozoiten der Coccidien unterscheidet man bei den Keimen des Plasmodium vivax zwei Arten von Bewegungen, nämlich Gestaltsveränderungen an Ort und Stelle und Vorwärtsbewegungen.

Bei den ersteren finden wir zwei verschiedene Arten; Krümmungen und peristaltierte Kontraktionen.

Besprechen wir zunächst die Krümmungen, so fällt besonders auf, daß vorwiegend die vordere Hälfte des Sporozoiten hierzu befähigt ist. Fig. 3—6 demonstriert besser als eine lange Beschreibung die Art dieser Bewegung. Ebenso wie bei den Coccidien findet die Beugung langsam und kontinuierlich, die Streckung plötzlich und ruckweise statt, nur mit dem Unterschiede, daß die ganze Bewegung bei den Malariaparasiten schneller und häufiger stattfindet (besonders gesteigert bei erhöhter Temperatur). Die Krümmung erfolgt meist nach derselben Seite; ist nur das Vorderende beteiligt, so entsteht die Form einer 9 oder eines C, nimmt auch das Hinterende daran teil, so entsteht bei starker Krümmung ein Bild wie Fig. 8, das einem griechischen Omega (Ruge) ähnelt. Oft erfolgt die Krümmung nicht in einer Ebene, sondern das Vorderende beugt sich aus der Ebene des Hinterendes heraus; dies kann so stark werden, daß das Vorderende senkrecht auf der Ebene des Hinterendes steht. Bei noch weitergehender Überdrehung des Vorderendes kommt es sogar zu korkzieherartigen Formen (Fig. 11, 12) (besonders bei erhöhter Temperatur kann man dann die Entstehung schlängelnder Bewegung verfolgen.)

---

[1]) cf. Grassi (1901, S. 163), er schreibt: „Mittels Färbung des ganz oder beinahe reifen Sporozoiten nach der Romanowskyschen Methode habe ich mehr als ein Chromatinkörperchen wahrgenommen; bald waren nur zwei voneinander entfernte, bald drei, vier usw. solcher Körperchen in einer Reihe wahrzunehmen. Nur in Ausnahmefällen boten einzelne Amphionten (Oocysten) bei allen Sporozoiten einen scheinbar mit einem einzigen Chromatinkörperchen ausgerüsteten Kern dar."

Die zweite Art der Gestaltsveränderungen der Sporozoiten besteht in ringförmigen Einziehungen, die unter starker Kontraktion des Keimes peristaltisch vom Vorderende zum Hinterende verlaufen. Oft erfolgt dieses Gleiten der Kontraktionswelle mit großer Schnelligkeit; man bemerkt nur, wie blitzartig ein Buckel von vorne nach hinten fließt. Bei langsamen Kontraktionen ist häufig die eine Verdickung noch nicht am Hinterende angelangt, wenn die zweite und selbst eine dritte schon ihre Wanderung am Vorderende beginnt (vgl. Fig. 9 u. 10). Ob die korkzieherartige Krümmung nicht durch eine Kombination der beiden beschriebenen Bewegungen zustande kommt, konnte ich bei der Schnelligkeit ihres Entstehens nicht entscheiden.

Schon diese beiden Arten der Gestaltsveränderungen ergeben bei ihrem vereinigten Auftreten, namentlich, wenn sie sich schnell abspielen, ein solches Chaos von Bewegungsformen, daß es schwer fällt, die beiden Grundformen zu erkennen. Zum Glück treten sie aber, wie erwähnt, wenn kein Reiz auf die Sporozoiten ausgeübt wird, auch getrennt auf und spielen sich oft langsam ab.

Hinzu kommt nun, um das Bild noch komplizierter zu gestalten, die dritte Art der Bewegung, die Lokomotionsbewegung. Um sie leichter zu beobachten, empfiehlt es sich, das als Beobachtungsmedium dienende Blut nur wenig zu verdünnen, weil dann die Gestaltsveränderungen langsamer erfolgen und weniger störend wirken. Sie erfolgt genau so, wie bei den Gregarinen und den Sichelkeimen der Coccidien durch Abscheidung von Gallerte am Hinterende; ebensogut wie dort kann man sie auch hier beobachten. Oft finden sich auf der Oberfläche des Sichelkeimes irgend welche kleine Fremdkörper; schon vor dem Beginn der Bewegung bemerkt man, wie dieselben längs des Sporozoiten nach hinten gleiten (Fig. 1). Sobald sie am Hinterende angelangt sind, schiebt der Keim, unter Zurücklassung einer breiten Gallertspur (die man bei künstlichem Licht und starker Abblendung ohne Schwierigkeit sieht) sich vorwärts. In der Fig. 1 zeigen die nach hinten gerichteten Pfeile die Bewegung der abströmenden Gallerte mit den daran haftenden kleinen Fremdkörpern, der vordere die Bewegungsrichtung des Sporozoiten an. Ebenso wie bei den Sporozoiten der Coccidien erfolgt die Gleitbewegung nicht kontinuierlich, sondern in Intervallen, während der Ruhepausen treten dann die Knickbewegungen und Kontraktionen in ihr Recht. Bei Reizung der Sporozoiten scheinen aber alle drei Modi kombiniert zu werden und kommt dann eine verwirrende, wackelnde, tanzende und schlängelnde Lokomotion zustande.

In der Literatur findet man nur wenige Bemerkungen über die Bewegungen der Sporozoiten der Malariaparasiten, speziell über die des Plasmodium vivax habe ich gar keine gefunden. Grassi (1901, S. 170) spricht von schlängelnden Bewegungen und S-förmiger oder kreisförmiger Biegung der Malariasporozoiten (ohne Angabe, welcher Art). Er beobachtete ferner, daß die Sporozoiten, welche infolge des Druckes der unter dem Mikroskope sich spaltenden Cysten frei werden, durch minimale Menge von einer klebrigen und gallertartigen Substanz in einzelnen Bündeln zusammengehalten werden und sagt hierbei: „Die Substanz erinnert an den von Schaudinn bei den Coccidiensporozoiten gewonnenen Befund; diese sowie die Gregarinen sondern aus ihrer ganzen Oberfläche eine klebrige und gallertartige Substanz ab, mit Hilfe deren sie sich vorwärts bewegen. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch die Sporozoiten der Malariaparasiten die Fähigkeit besitzen, sich nach vorn hin zu bewegen, jedoch habe ich dies nicht mit Sicherheit wahrnehmen können.“ Seine Vermutung war nach den vorher mitgeteilten Beobachtungen richtig.

Genauer sind die Sporozoiten der Vogelmalaria (Plasmodium praecox) untersucht. Roß ([99] u. a. O.) vergleicht sie mit Trypanosomen, schildert aber die Bewegung nicht genauer. Ruge (1901, S. 189) untersuchte sie in Sperlingsblut bei hoher Temperatur (41° C.). „Sie wirbelten

lebhaft zwischen den roten Blutkörperchen herum, bohrten auch an ihnen herum, drangen aber weder ein, noch hefteten sie sich auch nur an die Oberfläche an. Sie nahmen bald die Form eines griechischen ϱ, bald die eines liegenden griechischen ω an usw.“ Am genauesten wurden dieselben Parasiten bisher von Grassi (1901, S. 171) untersucht; es stimmt seine Beschreibung gut mit meinen Beobachtungen bei Plasmodium vivax überein. Er konstatierte ebenso wie ich die drei schon von den Coccidien her bekannten Bewegungsarten. Die Verschiedenheiten zwischen seinen und Ruges Befunden erklärt er dadurch, daß letzterer die Sporozoiten bei höherer Temperatur gehalten habe, was ich auch für richtig halte.

b) Versuche über das Eindringen der Sporozoiten in die Speicheldrüsen der Mücke.

Durch die Untersuchungen von Roß, Grassi, Bignami, Bastianelli, Koch, Ruge u. a. wurde in übereinstimmender Weise für verschiedene Malariaparasiten (des Menschen und der Vögel) nachgewiesen, daß die Sporozoiten nach dem Platzen der Oocystenhülle durch den Körper des Wirts zerstreut werden, aber in kurzer Zeit sich in den Speicheldrüsenzellen versammeln. Für die Zerstreuung durch das Lacunar machte man wohl mit Recht den Blutstrom verantwortlich. Der Eintritt in die Speicheldrüsen dürfte aber, wie Grassi vermutet, nur durch ihre aktive Bewegung bewerkstelligt werden. Die eigentümliche Anziehungskraft, die von den Speicheldrüsenzellen oder wahrscheinlicher von dem Sekret derselben ausgeübt wird, erklärt Grassi für eine Chemotropismuserscheinung. Im Hinblick auf diesen Gedankengang schien es mir interessant, das Verhalten der aus den Cysten ausgetretenen Sporozoiten zu den Speicheldrüsen experimentell, im Präparat, zu prüfen. Ich brachte viermal zu einer Aufschwemmung von lebhaft beweglichen, aus Cysten stammenden Keimen in Kochsalzlösung herauspräparierte Speicheldrüsen, konnte aber nur einmal die Beobachtung machen, daß die Sporozoiten sich in größerer Menge um die Drüsenzellen versammelten und unter bohrenden Bewegungen einzudringen versuchten. Ich gebe eine kurze Beschreibung aller vier Versuche:

I. Ein Darm mit sechs reifen Cysten (11 Tage nach Infektion) wird auf einem Deckglas in einem Tropfen Kochsalzlösung zerzupft, die trübe Flüssigkeit gut ausgebreitet und auf die Öffnung der feuchten Kammer gelegt. Die Untersuchung ergibt, daß die Sporozoiten lebhaft beweglich sind, hier und da an Darmepithelzellen oder Fragmenten derselben bohrende Bewegungen ausführen, auch durch einzelne Plasmatröpfchen durchdringen. Nun wird das Deckglas gelüftet und an einer Ecke mit der Präpariernadel einige Tubuli der Speicheldrüse einer anderen Anophele untergeschoben. Es wurde weder eine Steigerung der Beweglichkeit noch eine größere Ansammlung der Sporozoiten in der Nähe der Speicheldrüsen beobachtet. Hier und da stießen die Keime auch an die Drüsenzellen und führten Bohrbewegungen aus, aber nicht mehr als bei anderen Zellen der Emulsion.

II. Da ich vermutete, daß die Darmepithelzellen störend wirken könnten, verdünnte ich beim zweiten Versuch den Darmbrei stärker (der Darm war auch mit zahlreicheren, nicht gezählten Cysten besetzt) und sog unter dem Mikroskope mit einer Kapillare möglichst nur die flüssigen Partien des Tropfens ab. Die Aufschwemmung der Sporozoiten war auch relativ arm an Zellfragmenten. Dieses Mal wurden die Speicheldrüsen derselben Mücke, deren Darm benutzt wurde (9 Tage nach Infektion), die aber noch frei von Sporozoiten waren, unter das Deckglas in die Emulsion gebracht, Sporozoiten, die lebhaft beweglich waren, zeigten dasselbe Verhalten gegen die Speicheldrüsen wie beim ersten Versuch.

III. Es wurde noch vorsichtiger wie beim zweiten Versuch die zu starke Beimengung von Zellfragmenten bei der Aufschwemmung zu vermeiden gesucht. Der zum Versuch benutzte Darm (10 Tage nach Infektion) war reich an Cysten, er wurde der Länge nach gespalten und versucht von innen möglichst viel vom Epithel durch vorsichtiges Abschaben zu entfernen: erst dann wurde er in einem anderen klaren Tropfen zerzupft, die von Zellfragmenten am meisten freien Teile des Tropfens abgesogen und noch einmal in einem reinen Tropfen aufgeschwemmt. Die Speicheldrüse, die hinzugefügt wurde, stammte von einer anderen Anophele. Das Resultat war dasselbe wie bei I und II.

IV. Die Vorbereitung der Emulsion erfolgte wie bei III, die Speicheldrüsenschläuche stammten von demselben Individuum, sie enthielten bereits eine Menge von Sporozoiten. Die Drüsentubuli wurden zerquetscht, die Sporozoiten traten teilweise aus den Zellen heraus, teilweise blieben sie darin stecken, führten aber auch in dem Sekret Bewegungen aus. Im Verlauf einer Stunde hatten sich um einzelne der isolierten Drüsenzellen oder auch um Fragmente derselben zahlreiche Sporozoiten, teils in radiärer, teils in tangentialer Anordnung angesammelt, andere waren aber ganz frei davon. Manche Sporozoiten drangen vermittelst ihrer peristaltischen und gleitenden Bewegung zwischen den Sekrettröpfchen in die Zellen ein und bewegten sich lange darin herum. Doch gewann ich auch aus diesem Versuch nicht die sichere Überzeugung, daß das Sekret der Speicheldrüsen einen richtenden Einfluß auf die Sporozoiten ausübt, wenn ich auch das Vorhandensein eines Chemotropismus nicht für unwahrscheinlich halte.

Leider verbot das kostbare, noch für andere Versuche zu verwertende Cystenmaterial die Anstellung noch weiterer Experimente, wenigstens vorläufig. Ich teile diese fragmentarischen Experimente hier nur mit, um vielleicht andere Forscher zur weiteren Prüfung dieser physiologisch hoch interessanten Frage des Chemotropismus durch das Experiment zu veranlassen. Ich bin überzeugt, daß jemand, der sich auf diese Frage beschränkt, mit etwas reicherem Material zum Ziele kommen wird.

c) Versuche über das Eindringen des Sporozoiten in die roten Blutkörperchen des Menschen.

Da die ungeschlechtlichen Generationen des Malariaparasiten in den roten Blutkörperchen leben, ist es wahrscheinlich, daß die durch den Stich der Mücke in das Blut gelangenden Sporozoiten aktiv in die Erythrocyten eindringen. Grassi (1900 u. a. O.) nimmt wegen des von den Merozoiten abweichenden Baues des Sporozoiten an, daß derselbe sich nicht direkt zu einem Schizonten entwickelt, sondern vorher sich auf andere Weise (durch Teilung, Knospung oder Conitomie) vermehrt und daß erst seine Abkömmlinge sich in die bekannten Schizonten umwandeln.

Die Bewegungen der Sporozoiten stimmen, wie vorher nachgewiesen, vollständig mit denen der Coccidien überein und sind ebenso wie dort in hervorragender Weise geeignet, um das Eindringen in andere Körper zu bewerkstelligen. Das Einbohren in Plasmakörper kann ferner leicht unter dem Mikroskop verfolgt werden. Warum sollte man nicht auch das Eindringen in Erythrocyten direkt beobachten können? Um so mehr, als die Sporozoiten unter den künstlichen Bedingungen des Präparats oder der feuchten Kammer lange beweglich bleiben und überhaupt sehr widerstandsfähig sind[1]). Die bisherigen Untersucher (nur Vogelmalaria) waren

[1]) cf. Ruge (1901), S. 189, der von den Sporozoiten der Vogelmalaria (Plasmodium praecox) schreibt: „Die gut beweglichen Sichelkeime zeigten sich gegen vorübergehende Schädigungen ziemlich widerstandsfähig. Wenn

zu keinem sicheren Resultat gelangt. Ruge (1901), der die Sporozoiten von Plasmodium praecox bei 41° C. in einer Aufschwemmung von Kanarienblut in Kanarienserum untersuchte, beobachtete, daß die Sichelkeime zwar an den Blutkörperchen herumbohrten aber nicht eindrangen. Vielleicht war die hohe Temperatur an dem Mißlingen der Beobachtungen schuld. Grassi (1901, S. 171) isolierte die Speicheldrüsen mit den Sichelkeimen von Plasmodium praecox (Vogelmalaria) in Kochsalzlösung und fügte zu dieser Aufschwemmung der Sporozoiten einen Blutstropfen eines Sperlings hinzu. Er beobachtete bei Zimmertemperatur und sah, daß die Sporozoiten vorwärts rückten, durch komplizierte Bewegungen zwischen die roten Blutkörperchen hineinschleichen. Manchmal schien es ihm, daß sie Bewegungen anstellten, um in die Erythrocyten hineinzugelangen. — Ich berichte nun in Kürze über einige meiner eigenen Versuche. Das Sporozoiten-Material stammte ausschließlich aus selbstgezogenen Anophelen, die mit Tertianagameten meines Dienstmädchens infiziert waren.

I. Infizierte Speicheldrüsentubuli (15 Tage nach der Infektion) werden in Kochsalz-Eiweißlösung zerzupft (bei Zimmertemperatur), der kleine Tropfen der Emulsion wird mit einem Deckglas bedeckt und vom Rande her ein kleiner Tropfen meines eigenen Blutes zugesetzt; die Blutkörperchen werden vom Rande her durch die Diffusionsströmungen in die Aufschwemmung der Sporozoiten und Speicheldrüsenzellen hineingerissen und unregelmäßig darin verteilt. Nachdem Ruhe eingetreten war, zeigte die Beobachtung, daß viele Sporozoiten in lebhafter, wackelnder Bewegung (teilweise Molekularbewegung?) zwischen den ziemlich stark deformierten Blutkörpern verteilt waren. Schon nach einer halben Stunde hörten die Bewegungen der Sporozoiten allmählich auf, sie wurden blasser, zerfielen teilweise in Körnerreihen. Versuche des Eindringens in die Blutkörper wurden nicht beobachtet.

II. Infizierte Speicheldrüsentubuli (18 Tage nach der Infektion) werden in Blutserum bei 36—37° C. auf dem heizbaren Objekttisch in der Mitte eines Deckglases zerzupft, hierauf ein kleines Tröpfchen meines eigenen Blutes hinzugefügt und umgerührt. Dann wurde das Deckglas auf einen im Thermostaten vorgewärmten Objektträger gelegt und sofort mit Vaseline umrandet. Bei der Beobachtung auf dem geheizten Objekttisch (37°) zeigten die spärlich vorhandenen Sporozoiten sich recht gleichmäßig zwischen den Erythrocyten und Speicheldrüsenresten verteilt. Die roten Blutkörper waren gut erhalten, die Bewegungen der Sporozoiten sehr verschieden, teils langsam, teils lebhaft schlängelnd; manche waren schon abgestorben, bei anderen hielten die Bewegungen noch länger als 2 Stunden an. Nach 3 Stunden zeigte sich bei allen körniger Zerfall, es war keine Bewegung mehr im ganzen Präparat. In Blutkörper war kein Sporozoit eingedrungen.

III. Sehr stark infizierte Speicheldrüsentubuli (12 Tage nach der Infektion) werden auf dem heizbaren Objekttisch in der Mitte eines Deckglases in wenig mit Blutserum verdünntem Blut (von mir) zerzupft (Temperatur 36—37°), die Aufschwemmung wird ausgebreitet und das Deckglas auf eine vorgewärmte, mit grünen Algen beschickte, feuchte Kammer gebracht. Die Sporozoiten waren sehr ungleichmäßig zwischen den dicht gelagerten Blutkörpern verteilt, zeigten teilweise gar keine, teilweise sehr lebhafte Bewegung, so stark, daß in einzelnen Haufen derselben die einzelnen Individuen nicht erkennbar waren, sondern nur ein Kribbeln zu beobachten war. Während einzelne Sporozoiten schon nach einer halben Stunde zerfielen, waren bei anderen

---

sie bei 37° C. eingetrocknet und erst nach 5 Minuten wieder aufgeschwemmt wurden, so waren sie noch beweglich. Sie vertragen selbst ein kurzes Eintrocknen bei 60°. Auch ein Zusatz von $^1/_2$% Formalin hatte keinen Einfluß auf ihre Beweglichkeit usw."

noch nach 6 Stunden (die feuchte Kammer wurde im Thermostaten bei 37° gehalten) lebhafte Bewegungen zu bemerken, dann nahmen sie aber allmählich ab und nach 8 Stunden war vollkommene Ruhe in dem Präparat eingetreten. Die Blutkörperchen waren teilweise noch gut erhalten, aber in keinem fand ich einen Sporozoiten. Auch während der oft wiederholten Beobachtung konnten Bohrversuche der Keime an Erythrocyten nicht festgestellt werden.

IV. Ein mit zahlreichen (ca. 40 geschätzt) reifen Cysten (10 Tage nach der Infektion) besetzter Darm wurde in Blutserum zerzupft, der flüssige Teil der Emulsion mit der Kapillare abgesogen und das Tröpfchen mit einem Tröpfchen frischen Blutes gut vermischt. Alle diese Manipulationen wurden bei 36—37° auf dem Deckglas in der Mitte des geheizten Objekttisches vorgenommen. Da bei allen bisher negativ ausgefallenen Versuchen mein eigenes Blut zur Verwendung gekommen war und die Möglichkeit, daß es sich infolge natürlicher Immunität refraktär verhält, nicht ganz von der Hand zu weisen war, benutzte ich dieses Mal das Blut meines Dienstmädchens, das zur Zeit spärliche Tertiana-Gameten enthielt. Die Beobachtung fand wieder in der feuchten Kammer statt, wie bei III. Die Sporozoiten waren in einzelnen Teilen des Präparates sehr gleichmäßig zwischen den Blutkörpern verteilt, an anderen waren sie noch zu Bündeln verklebt. Die Bewegungen waren langsam, doch konnten alle drei Arten derselben gut beobachtet werden. Hier und da schien es mir, als ob einzelne Keime mit ihrer Spitze am Rande eines Blutkörperchens festklebten; weiteres Eindringen war aber nicht zu konstatieren. Die Bewegungen hielten bei einzelnen Sporozoiten 6 Stunden (im Thermostaten) an, andere waren schon früher abgestorben. Nach 8 Stunden befanden sie sich alle in Ruhe, kein Blutkörperchen war infiziert.

V. Dieser Versuch ist der einzige, welcher ein positives Resultat ergab, insofern, als bei zwei Sporozoiten das Eindringen in das Blutkörperchen direkt verfolgt wurde; ich beschreibe ihn daher etwas genauer. Zur Verwendung kam ein Anophelesdarm, der nur vier reife Cysten erkennen ließ. Das Blut stammte von mir selbst und wurde in folgender Weise in verdünntem Zustande gewonnen. Ich hatte mir beim Rudern eine kleine schmerzhafte Wasserblase an einem Finger der linken Hand aufgedrückt. Nachdem der Darm der Mücke ohne Kochsalzlösung nur mit der spärlichen Leibeshöhlenflüssigkeit derselben auf dem Deckglas, das auf dem geheizten (37°) Objekttisch lag, herausgezogen und schnell angesehen war, wurde sofort in die erwähnte Blase an meinem Finger so tief eingestochen, daß in die seröse Flüssigkeit der Blase Blut eintrat und in stark verdünntem Zustande aus der Wunde nach dem Zurückziehen der Nadel hervorquoll. Ein kleines Tröpfchen dieser Flüssigkeit wurde mit der Nadel auf den Darm gebracht und der letztere schnell unter Zuhilfenahme einer zweiten Nadel unter dem Mikroskop zerzupft. Die mit grünen Algen beschickte feuchte Kammer befand sich zugedeckt im Thermostaten bei 38°. Nachdem die Aufschwemmung der Darmpartikel etwas auf der Fläche des Deckglases verteilt war und bei schwacher Vergrößerung die Blutkörperchen auch gleichmäßig verteilt erschienen, wurde die feuchte Kammer schnell auf den geheizten Objekttisch gelegt, das sie bedeckende Deckglas sofort mit dem die Aufschwemmung tragenden vertauscht und das letztere mit Vaseline umrandet. Die ganze Vorbereitung des Präparates hatte durch die Hilfe meines Präparators, der für die Handreichungen gut eingeübt war, von dem Herausziehen des Darmes bis zur Umrandung mit Vaseline kaum 2 Minuten gedauert.

Das Präparat war sehr gut gelungen, die Blutkörper lagen sehr sperrig, die Sporozoiten waren spärlich vorhanden und recht lebhaft beweglich. Fig. 13 der Tafel XXI gibt den Charakter der Aufschwemmung an einer günstigen Stelle gut wieder. Die Sporozoiten sind in den verschiedenen Phasen ihrer Bewegungen skizziert, wie sie sich zwischen den gut er-

haltenen Erythrocyten umhertummeln. Gleich nach Beginn der Beobachtung, ich hatte gerade angefangen den Objekttisch zu verschieben, um die verschiedenen Stellen des Präparates abzusuchen, fand ich die Situation, wie sie in Fig. 13 skizziert ist. In demselben Gesichtsfeld sind zwei Sporozoiten mit ihren Spitzen ein wenig in ein Blutkörperchen eingedrungen. Beide wurden nun abwechselnd während der nächsten Stunden beim weiteren Eindringen beobachtet. Fig. 15*a—h* stellen das Resultat dieser Beobachtung dar.

Fig. 15*a* ist das erste Stadium. Während andere frei bewegliche Sporozoiten in der Nähe lebhaft umhergleiten oder ihre Kontraktionen ausführen, ist dieser im Augenblick ganz ruhig und gerade gestreckt; seine feine glänzende Spitze ist in den Rand des Blutkörpers etwas eingesenkt und bewirkt hier eine kleine Einziehung desselben; wenn andere Sporozoiten an diesen Keim anstoßen, wird er scheinbar nur passiv bewegt, bei einer kleinen Strömung im Präparat, die das Blutkörperchen mitzieht, wird er wie ein schlaffer Faden nachgeschleppt. Nach einigen Sekunden, nachdem das Blutkörperchen wieder zur Ruhe gelangt ist, bemerkt man, wie eine Kontraktionswelle langsam von vorn nach hinten als Buckel über den Körper des Keimes läuft; dieses Spiel wiederholt sich mehrere Male in kurzen Intervallen, dann beginnt die gerade Spindel sich langsam einzukrümmen, wobei auch fortwährend Kontraktionen über den Körper laufen. Als ihr hinteres Ende das Blutkörperchen berührt (Fig. 15*b*), schnellt es plötzlich mit einem Ruck wieder zurück in die gestreckte Lage. Während dieses sich nun fortwährend wiederholenden Spieles rückt die Spitze immer tiefer in die zähflüssige Substanz des Erythrocyten hinein; hierbei schwillt sie bald zu einem Knopf an (Fig. 15*c*), die Öffnung hierbei erweiternd, bald streckt sie sich bohrend in eine haarscharfe Spitze aus (Fig. 15*d*). Die Beugungen des Hinterendes gehen oft so weit, daß sie das Blutkörperchen umgreifen (Fig. 15*d*). Während der Ruhepausen der Knickbewegung wird das Eindringen durch die Abscheidung der Gallerte am Hinterende unterstützt, die durch den Gegendruck stemmend wirkt. Nachdem der Zellkern auch in das Innere des Blutkörpers hineingelangt war, wurde der Rest des Körpers ruckartig nachgezogen und mit einem Schlage war der ganze Sporozoit im Blutkörper. Für den ganzen Vorgang des Eindringens hatte der eine der beobachteten Keime etwa 40 Minuten, der andere eine Stunde gebraucht.

Die Gestalt des eingedrungenen Sporozoiten weicht sehr weit von der des freien ab (Fig. 15*f*). Bald nach dem Eindringen hatten beide beobachteten Keime die in Fig. 15*f* gezeichnete, gedrungen bohnenförmige Gestalt. In diesem Zustand verweilte der eine Keim länger als 3 Stunden, der andere sogar 5 Stunden in scheinbar vollständiger Ruhe. Ich zeichnete die Umrisse beider mit dem Prisma, nach 2 Stunden deckten sich bei einem die Konturen noch vollständig, der andere war ein wenig zusammengeschrumpft. Im Innern des Sporozoiten waren aber inzwischen einige kleine Veränderungen eingetreten. Das Plasma, welches vorher hier und da mit stärkster Vergrößerung Granulationen erkennen ließ, war stärker lichtbrechend und schien vollkommen hyalin. Der Kern, welcher sich früher als fein granulierte matte Blase zeigte, wurde auch stärker lichtbrechend, besonders seine zentralen Teile, während die Granulierung verschwand. Ich gewann die Vorstellung, daß die Körnchen zu einem einzigen kompakten Nucleolus verschmolzen, ohne es aber mit Sicherheit direkt beobachten zu können. Tatsache ist aber, daß nach 3 Stunden der Kern des einen Keims gut doppelt so stark lichtbrechend war als die Kerne der frei beweglichen Keime in der Umgebung. — 3 Stunden nach dem Eindringen fing der eine der beiden Keime an, langsam seine Gestalt zu verändern, hierbei nahm sein Lichtbrechungsvermögen merklich ab. Er rundete sich im Laufe von 20 Minuten kuglig ab und trieb dann während einer halben Stunde an ver-

schiedenen Stellen sehr langsam flache Buckel vor, so daß er bald stumpf dreieckige oder viereckige, bald wieder kuglige oder ovale Gestalt annahm. Er glich in Größe, Gestalt, Bau und Bewegung jetzt vollständig einem der eingedrungenen Merozoiten (cf. Fig. 15*g* u. Fig. 24*f*). Diese Bewegungen wurden im Laufe der nächsten 2 Stunden immer lebhafter; schließlich trat auch wie bei dem jungen Schizonten (Fig. 16) eine kleine helle Stelle, eine Vacuole neben dem Kern auf (Fig. 15*h*), das jetzt hellere Plasma nahm am Ende der Beobachtung (nach 6 Stunden) bereits ein Viertel des Durchmessers des roten Blutkörpers ein, war also beträchtlich gewachsen (cf. Fig. 15*g* u. 15*h*). Der zweite Keim war weniger weit in der Entwicklung vorgeschritten, er zeigte noch keine Vacuole. Die Beobachtung mußte wegen zu großer Ermüdung der Augen (stärkste Vergrößerung, starkes künstliches Licht) und der Nerven abgebrochen werden. Als ich sie nach einer zweistündigen Unterbrechung wieder aufnahm, waren beide Keime schon stark abgeblaßt und zeigten keine Bewegung mehr, von den freien Sporozoiten waren auch die meisten abgestorben, viele bereits im Zerfall. Bei Verschiebung des Präparates fand ich noch 32 infizierte Blutkörper. In allen befanden sich die Keime in ähnlichem Stadium, keiner war weiter vorgeschritten als bis zur Vacuolenbildung, viele weiter zurück. Pigment konnte ich noch in keinem mit Sicherheit nachweisen. Bei einzelnen glaubte ich ein glänzendes Körnchen als Pigment ansprechen zu dürfen, wurde aber bei Einschiebung des Polarisationsapparats immer enttäuscht. 42 Stunden nach Beginn der Beobachtung (die feuchte Kammer war inzwischen in den Thermostaten gebracht) waren alle Sporozoiten körnig zerfallen, auch die eingedrungenen Keime waren nur noch undeutlich zu erkennen, die Blutkörper waren bereits sehr stark deformiert.

Dieser kurzen Beschreibung der Versuche habe ich nur noch wenige Worte hinzuzufügen. Durch die gelungene Beobachtung des Eindringens der Sporozoiten ist zwar nicht bewiesen, aber wahrscheinlich gemacht, daß der Vorgang im rollenden Blut sich ebenso abspielt, daß also nach dem Stich der infizierten Mücke die Sporozoiten oder ein Teil von ihnen sofort in die Erythrocyten eindringt. Die vollständige Übereinstimmung indessen, welche das unter künstlichen Bedingungen erhaltene Umwandlungsprodukt des Sporozoiten mit den aus dem Blute bekannten jüngsten Stadien der Schizonten aufweist, macht jedenfalls die Grassische Hypothese, daß den bekannten Generationen der Schizonten noch eine andersartige Generation während der Inkubationsperiode vorausgeht, sehr unwahrscheinlich, was aber uns nicht abhalten darf, die hier begonnenen Experimente in größerem Umfange fortzusetzen. Denn viele Fragen ergeben sich schon bei den wenigen hier mitgeteilten Beobachtungen, von denen ich hier nur einige andeuten will, um andere zur Vornahme entsprechender Versuche zu veranlassen.

Es ist von Interesse, daß die Versuche mit den aus Speicheldrüsen stammenden Sporozoiten mißlangen, obwohl doch in der Natur nur diese die Infektion der Blutkörper bewirken. Ich spreche mit allem Vorbehalt hier folgenden Ideengang aus, um zu seiner experimentellen Prüfung anzuregen. Daß die Speicheldrüsen oder ihr Sekret einen chemotaktischen Reiz auf die Sporozoiten ausüben, ist wahrscheinlich, wenn auch noch zu beweisen (cf. meine Experimente, S. 202). Da die Sporozoiten, wie alle anderen ungeschlechtlichen Stadien der Malariaparasiten im Körper des Menschen, nur die Erythrocyten angreifen, ist es wahrscheinlich, daß dieselben ebenfalls einen chemotaktischen Reiz auf die Parasiten ausüben (aus demselben Wahrscheinlichkeitsgrunde wie bei den Speicheldrüsen). Das Mißlingen der Versuche I—III könnte nun so erklärt werden, daß die Reize, die von den Speicheldrüsen ausgehen, stärker waren als die von den in verhältnismäßig geringer Zahl vorhandenen Blutkörpern, während im menschlichen Körper die Sporozoiten schnell mit dem Blutstrom entführt und dem Einfluß des Speicheldrüsensekrets

entzogen werden. — Bei dem Versuch IV—V fehlten die Speicheldrüsen, dafür kann hemmend die noch nicht ganz vollendete Entwicklung der Sporozoiten, die ja den Darmcysten entstammten, gewirkt haben. — Auch der Einfluß der Temperatur kann von Wichtigkeit sein und wäre durch ausgedehnte Experimente zu prüfen. Ich erwähnte bereits, daß die Beweglichkeit der Sporozoiten bei steigender Temperatur erhöht wird und daß sich hierbei Unterschiede bei den aus den Speicheldrüsen und den Cysten stammenden Keimen zeigen. Auch die von Ruge (1901) bei Proteosoma begonnenen Versuche über die Widerstandsfähigkeit der Sporozoiten wären auf Plasmodium auszudehnen und zu erweitern.

Am wichtigsten wären aber Versuche über das Verhalten des Blutes verschiedener Personen gegenüber den Sporozoiten der Malariaparasiten. Die Frage der Immunität, sowohl der erworbenen (Koch) als der angeborenen wäre mit Hilfe der Sporozoiten auf exakte Weise zu prüfen. Hier eröffnet sich noch der Malariaforschung eine weite Perspektive. Die Anregung zu diesem Gedankengang bot mir ein Versuch, den ich zum Schluß noch in Kürze mitteilen will, obwohl er sehr fragmentarisch ist. Er gibt vielleicht anderen Forschern den Anstoß, auf dem angedeuteten Wege vorzugehen.

Bekanntlich entwickeln sich die Malariaparasiten des Menschen nicht in anderen Tieren, doch ist mir nicht bekannt geworden, ob schon Versuche gemacht worden sind, das Verhalten der Parasiten selbst im Blute anderer Tiere zu beobachten. Ich benutzte zur Fütterung der infizierten Anophelen außer anderen kleinen Säugetieren (Maulwürfe, Mäuse) auch Ratten. Die Mücke scheint gerne das Blut dieser Tiere zu saugen. Ich kam auf die Idee, die Ratten als Futtertiere zu benutzen dadurch, daß ich bei im Freien gefangenen Anophelen in dem Blute des Magens nicht selten lebende Trypanosomen fand, die keinerlei Unterschiede von dem gewöhnlichen Trypanosoma lewisi zeigten. Es schien mir nun von Interesse, einmal das Verhalten der Sporozoiten von Plasmodium im Rattenblut zu beobachten; ich benutzte das letztere zur Aufschwemmung der Sichelkeime einer infizierten Speicheldrüse.

Die Versuchsanordnung entsprach dem Versuch III. Die Sporozoiten waren gut verteilt zwischen den Blutkörpern und in großer Menge vorhanden. Die Bewegungen waren anfangs sehr lebhaft, häufig schlängelnd und wackelnd, nach einer Viertelstunde waren aber schon zahlreiche Keime bewegungslos, andere zeigten zwar noch schwache Krümmungen, einzelne waren bereits körnig zerfallen. Ich nahm die feuchte Kammer von dem erwähnten Objekttisch herunter, weil ich die Beobachtung für beendet hielt: da aber einzelne Trypanosomen in der Anschwemmung noch lebhaft beweglich gewesen waren, wollte ich sehen, wie lange diese lebendig bleiben würden und stellte die feuchte Kammer in den Thermostaten bei 37°. Ich erwähne, daß dieser Versuch im Juli dieses Jahres stattfand, also zu einer Zeit, wo mir die Untersuchungen von Laveran und Mesnil (1901) noch nicht bekannt waren. Am anderen Tage, etwa nach 18 Stunden, zeigte sich ein überraschendes Bild. In dem ganzen Präparat waren die abgestorbenen und meist in Körnerreihen zerfallenen Sichelkeimreste in zahlreichen dichten Knäueln angeordnet, während sie vorher gleichmäßig zwischen den Blutkörpern verteilt gewesen waren. Nur an wenigen Stellen lagen die Leichen der Sichelkeime isoliert, meist waren sie zu wirren Haufen von 10—30 Stück zusammengezogen. Fig. 14 gibt eine kleine Partie des Gesichtsfelds an einer besonders charakteristischen Stelle wieder.

Während bisher das Agglutinationsphänomen nur bei Bakterien bekannt war, ist es durch die schönen Untersuchungen von Laveran und Mesnil (1901) in jüngster Zeit auch bei Protozoen nachgewiesen, so daß meine Beobachtung an den Sporozoiten der Malariaparasiten keine große Überraschung erregt. Ich halte sie nur insofern für wichtig, weil sie die Anregung

bietet, der Frage der Immunisierung bei der Malaria auf dem hier beschrittenen Wege näher zu treten. Zunächst wäre es wichtig, die Einwirkung des Blutes von Volksstämmen, bei denen z. B. Koch die erworbene Immunität nachwies, auf die Sporozoiten der Malariaparasiten zu studieren. Viele weitere Fragen ergeben sich dann von selbst.

2. Die Schizonten.

Die Zahl der Untersuchungen, welche das Wachstum und die Vermehrung der im menschlichen Blut lebenden Stadien der Malariaparasiten behandeln, ist so groß, daß sie hier weder einzeln kritisch besprochen werden können, noch über ihre Resultate berichtet werden kann. Da bis zu der Entdeckung der Geschlechtsformen durch McCallum niemand vermutete, daß im Blut verschiedene Arten von Entwicklungsreihen sich abspielen, beruhen die Resultate sämtlicher bisheriger Untersucher der ungeschlechtlichen Stadien der Tertianparasiten[1]) auf mehr oder weniger richtiger Kombination von zusammengehörigen mit Einschiebung von gar nicht dazu gehörigen Stadien. Alle, ohne Ausnahme haben die Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten mehr oder weniger durcheinander gemengt, weil sie alle beobachteten Formen in einer Reihe unterbringen wollten. Während bei den Tropicaparasiten das Wachstum der Gameten nur selten im peripheren Blut stattfindet, sondern hier nur die Endstadien, also die fertigen Gametocyten als Halbmonde beobachtet werden, ist dies beim Tertianparasiten nicht der Fall. Meine Untersuchungen zeigten, daß in vielen Fällen die Gametenbildung von den kleinsten Stadien an im peripheren Blut zu finden ist (in anderen freilich auch mehr in der Milz), und es gehörten erst komplizierte und langwierige Untersuchungen dazu, um in das Chaos der Stadien Ordnung hineinzubringen und die drei Formenreihen der Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten in allen Entwicklungsstufen zu unterscheiden. Aus diesen Gründen würde eine eingehende vergleichend literarische Würdigung der bisherigen Untersuchungen nicht nur sehr schwierig sein, da man immer nur mit Vermutungen operieren könnte, sondern auch wenig Wert für die weitere Forschung haben. Auf einzelne neuere Arbeiten werde ich nach Mitteilung meiner eigenen Befunde kurz hinweisen.

Da ich die Resultate meiner Untersuchungen hier möglichst zu einem geschlossenen Bilde des ganzen Entwicklungskreises von Plasmodium vivax zusammenfassen will, würde die ausführliche Schilderung des Weges, auf dem ich sie gewonnen habe, sehr verwirrend wirken. Denn natürlich erfolgte die Reihenfolge der Beobachtungen oft in ganz anderer Weise als die zusammenfassende Schilderung sie gibt. Ich kann daher hier nur einige kurze Andeutungen über die Inangriffnahme des ganzen Problems und die Reihenfolge der Fragestellungen, welche die Einzeluntersuchungen leitete, vorausschicken und hier und da Bemerkungen einflechten. Der feste Ausgangspunkt für die Frage nach den Unterschieden der Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten war die Untersuchung der geschlechtlichen Vorgänge, bei denen nur die beiden letzteren Stadien beteiligt sind (cf. das Kapitel über die Befruchtung). Hierbei ergaben sich die sicheren Unterschiede der ausgebildeten Geschlechtsstadien und der ausgebildeten Schizonten, die sehr genau und unter fortwährender Kontrolle durch andere Fälle untersucht werden mußten. Dann war die nächste Fragestellung: Wann treten die morphologisch differenten Geschlechtsformen auf? Die Recidive ergaben, daß meistens alle drei Formen (Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten) vermischt vorhanden sind. Aber auch bei sicheren Neu-

---

[1]) Bei den Tropica-Parasiten liegen die Verhältnisse anders, weil hier die Gameten leichter zu unterscheiden waren und daher schon immer eine Sonderbehandlung auch in den älteren Untersuchungen erfahren haben.

infektionen, von denen eine bedeutende Zahl zur Untersuchung vorlag[1]), ergab sich, daß schon beim 3. Anfall Geschlechtsformen, wenn auch spärlich, auftreten können; da in einem Falle sogar der 1. Anfall einige Gameten zeigte, war es notwendig, zur sicheren Unterscheidung der Schizonten in ihren jüngeren Stadien noch weiter, also in die Inkubationsperiode zurückzugehen. Der Fall des Dr. Kerschbaumer[2]), ein Fall aus dem Seehospiz und der Fall des einen, seit der Geburt untersuchten Kindes in Michele di Leme gab hierzu das mühsam zu verwertende Material. Die Zahl der Parasiten war teilweise noch so gering in den Präparaten, daß eine große Zahl derselben zur Auffindung der verschiedenen Wachstumsstadien untersucht werden mußte. Nachdem die Unterschiede der heranwachsenden Schizonten von den jungen Gameten festgestellt waren, machte die weitere Durcharbeitung des Materials[3]) keine großen Schwierigkeiten mehr.

a) Das Wachstum der Schizonten.

Die eben in die roten Blutkörperchen eingedrungenen Merozoiten (sowie Sporozoiten cf. das Kapitel hierüber) haben, nachdem sie sich zur Ruhe gesetzt, rundliche oder unregelmäßig polygonale Gestalt (Taf. XXI, Fig. 15 *g*, 24 *f*, Taf. XXII, Fig. 45, 46). Ihr Durchmesser schwankt zwischen $1\frac{1}{2}$ und 3 μ, wovon etwa $1—1\frac{1}{4}$ μ auf den kugligen oder seltener ovalen Zellkern kommen.

Im Leben bemerkt man nur mit stärksten Vergrößerungen eine feine Granulation des Plasmas, das bedeutend schwächer lichtbrechend ist als die Substanz des roten Blutkörpers. Daher erscheint der Parasit als heller mattglänzender Fleck in der gelben stärker glänzenden Blutscheibe. Der Kern tritt bei guter Abblendung in starkem künstlichen Licht recht deutlich als stärker lichtbrechendes Kügelchen mit scharfer Begrenzung hervor. Der junge Parasit liegt selten ruhig im Stroma seiner Wirtszelle, sondern wölbt sich bald auf dieser bald auf jener Seite, schneller oder langsamer als Plasmabuckel hervor. Man kann diese bei gewöhnlicher Körpertemperatur (37°) nicht sehr lebhaften Bewegungen durch Erhöhung der Temperatur steigern. Immer sind aber die Bewegungen der jüngsten Schizonten noch sehr träge gegenüber den späteren Wachstumsstadien. Schon am lebenden Objekt sieht man zuweilen um die glänzende Kugel des als Kernkörper gedeuteten Gebildes einen hellen Hof mit scharfer Grenze. Deutlicher treten diese Strukturen aber an den fixierten und gefärbten Präparaten hervor (Taf. XXII, Fig. 45). Die Plasma des Parasiten, welches bei reiner Methylenblau- oder Romanowsky-Färbung keine feinere Struktur erkennen läßt, erweist sich bei starker Hämatoxylin- besonders Eisenhämatoxylintinktion (Heidenhain) als außerordentlich fein netzförmig gezeichnet, ein Bild, welches ich für den optischen Ausdruck eines Alveolenwerkes im Sinne Bütschlis halte. Der intensiv färbbare Kernkörper, den ich in Übereinstimmung mit den ähnlichen Gebilden bei den Coccidien Karyosom nennen will, ohne damit über irgendwelche Homologien etwas auszusagen, ist bei guter Konservierung (feucht) stets von einem schwächer gefärbten, oft farblosen Alveolarsaum umgeben (Fig. 45), der sich gegen das Plasma wie gegen das Karyosom scharf abhebt. Karyosom mit Alveolarsaum stellt nach meiner Auffassung, die aus dem Vergleich mit ähnlichen Kernen anderer Protozoen resultiert, den Kern der Zelle dar. An dem Karyosom vermochte ich auch mit den stärksten Vergrößerungen niemals eine feinere Struktur zu

[1]) cf. Michele di Leme, S. 175.
[2]) cf. S. 354.
[3]) Verwertet wurden für das Studium der Schizogonie besonders die Fälle 2, 4, 9, 30, 37, 39, 41, 48 in Leme.

erkennen. Bei Behandlung der lebenden Zellen mit Osmiumsäure tritt es sehr kräftig hervor, d. h. sein Lichtbrechungsvermögen wird durch die Einwirkung dieses Reagens erhöht, eine Eigenschaft, welche auch das Karyosom der jungen Schizonten von Coccidium schubergi zeigte (Schaudinn 1900, S. 226). Die Veränderungen, welche ich bei der Beobachtung des Kerns der eingedrungenen Sporozoiten (S. 386) geschildert habe, machen es wahrscheinlich, daß die Bildung dieses Kernbestandteiles in ähnlicher Weise wie bei den Sporozoiten der Coccidien vor sich geht. Bei Coccidium schubergi wird nämlich das anfangs ebenso wie bei den Sporozoiten des Plasmodium feinkörnige und gleichmäßig durch das Alveolensystem der achromatischen Kernsubstanz verteilte Chromatin in der Mitte des Kerns zu einem kompakten Klumpen, dem Karyosom, zusammengezogen, wobei eine andere Substanz (die wahrscheinlich mit dem Plastin der echten Nucleolen übereinstimmt) das verbindende Medium darstellt. Auch bei den Malariaparasiten scheint außer Chromatin und Linin (das achromatische Gerüstwerk) noch in manchen Stadien eine dritte Substanz vorhanden zu sein (cf. besonders die Gameten), die ich für nahestehend, wenn nicht identisch mit dem Plastin halte. Bei dem jüngsten Schizonten deckt nun das Chromatin vollständig das Plastin oder ist mit ihm zu einem so innigen Gemenge verbunden, daß es morphologisch nicht unterschieden werden kann. Dies ist der Grund, daß ich die Bezeichnung Karyosom, die wie bei den Coccidien eine Kombination von echtem Nucleolus und Chromatinkörper darstellt, auch bei den Malariaparasiten an Stelle von Kernkörper, nucleolusartiges Knötchen oder sonst üblicher Bezeichnungen anwende.

Die ersten Veränderungen, welche der junge Schizont während der Beobachtung im Verlauf von 2—3 Stunden erkennen läßt, sind eine Größenzunahme und das Auftreten eines hellen Raumes, einer Vacuole, neben dem Kern. Es erfolgt im weiteren Verlauf von 2 Stunden die Ausdehnung dieses anfangs winzigen hellen Punktes neben dem Kern zu einer großen Vacuole, wie Fig. 16, Taf. XXI und Fig. 47, 48, Taf. XXII es zeigen. Diese Vacuole, deren physiologische Bedeutung mit der beginnenden Resorption des Blutkörperchens, auf dessen Kosten der Parasit ja wächst, in Zusammenhang zu bringen sein dürfte und die ich deshalb Ernährungsvacuole nennen will, ist charakteristisch für den jungen Schizonten. Mit ihrer weiteren Ausbildung nimmt der Parasit das Bild eines Ringes an (sog. kleiner Tertianring der Autoren). Die Substanz des Blutkörperchens schimmert an dieser Stelle durch, während ringsumher das dichtere Plasma des Parasiten dieses verhindert. Es ist schwer zu entscheiden, ob dieser von mir als Vacuole bezeichnete Raum wirklich eine allseitig von Parasitenplasma umgebene Höhle oder nur eine Lücke darstellt. Für die physiologische Auffassung des Gebildes ist die Entscheidung dieser Frage gleichgültig. Einleuchtend bleibt in beiden Fällen, daß die Oberflächenvergrößerung des Parasiten für das schnellere Wachstum der Schizonten (indem eine größere resorbierende Fläche geschaffen wird) von Vorteil ist. Wie wir sehen werden, fehlt den Geschlechtsformen diese Vacuolenbildung, sie wachsen auch doppelt so langsam als die Schizonten. Das Auftreten der Ernährungsvacuole dicht neben dem Kern (Fig 47—49), was viele Beobachter zu dem Irrtum veranlaßt hat, sie für den achromatischen Teil des letzteren zu erklären, ist physiologisch auch von besonderem Interesse. In der Nähe des Kerns scheint der Stoffwechsel am regsten zu sein (cf. das erste Auftreten des Pigments an der Kerngrenze bei den Mikrogametocyten in dem Abschnitt über die Entwicklung derselben), wofür wir ja viele Beispiele in der Zellenlehre finden. (Vgl. O. Hertwig, Zelle und Gewebe und besonders Korschelts Arbeit über die Bedeutung des Zellkerns.)

Schon beim Beginn des Schizontenwachstums, 2—3 Stunden nach dem Eindringen in die Blutkörperchen, machen sich Veränderungen in der Struktur des letzteren bemerkbar.

Am lebenden Erythrocyten kann man bei stärkster Vergrößerung eine zarte Vacuolisierung erkennen und hier und da zerstreute stärker lichtbrechende Pünktchen. Diese Pünktchen kann man mit Hämatoxylin (besonders gut Eisenhämatoxylin) und bei dem stärksten Grade (Maurer) der Romanowskyschen Färbung tingieren, sie färben sich wie das Kernchromatin. Diese durch Schüffner [98] entdeckte von Maurer (1900), Ruge (1901) und anderen genauer studierte sog. Tüpfelung der Wirtszelle der Tertianparasiten ist charakteristisch für diese Art der Malariaparasiten. Sie ist in allen von Plasmodium vivax befallenen Blutkörpern, gleichgültig in welchen Stadien die Parasiten sich befinden (Schizonten oder Gechlechtsformen), zu erkennen (in den Figuren ist sie der Übersichtlichkeit halber meist fortgelassen) und ist wohl ohne Frage ein Produkt der Parasiteneinwirkung auf das Stroma der Wirtszelle. Bei den jungen Parasiten ist die Tüpfelung weniger deutlich entwickelt als bei älteren, auch sind die Tüpfel bei letzteren größer und leichter färbbar als bei ersteren (cf. Fig. 46, 55*b*, 72*b*, 74*b*)[1]), ein Beweis, daß die Erscheinung mit dem Wachstum des Parasiten oder mit anderen Worten mit der Resorption des Blutkörpers in bestimmter Beziehung steht. Ich will an dieser Stelle gleich die Auseinandersetzungen über diese Tüpfelung vorweg nehmen, bevor ich die weitere Entwicklung der Parasiten beschreibe. Schüffner [98] deutet die Tüpfel als Produkte oder abgeschnürte Teile des Parasiten. Hiergegen hat sich mit Recht Maurer (1901, S. 126) gewandt, weil sie von Anfang an gleichmäßig durch die ganze Blutscheibe verteilt sind und mit dem Größerwerden des Blutkörperchens beim Wachstum des Parasiten nicht an Zahl sondern nur an Masse zunehmen. „Es zwingt uns vielmehr diese Erscheinung, anzunehmen, daß das Blutkörperchen die Grundlage der Tüpfel normalerweise in sich birgt, und daß der Tertianparasit, wie auf das ganze Blutkörperchen so auch auf die Grundlage in eigentümlicher Weise modifizierend einwirkt.“ Weiterhin sagt Maurer: „Jedenfalls hat die Tüpfelung mit dem Kernreste des Blutkörperchens nichts zu schaffen.“ Während ich dem ersten Teil seiner Anschauungen beipflichte, bin ich bezüglich des letzteren anderer Ansicht. Ich stelle mir das Zustandekommen der Tüpfelung folgendermaßen vor: Das Stroma des roten Blutkörperchens ist gleichmäßig fein alveolär strukturiert; die Kernsubstanz, welche vor der Differenzierung des Blutkörperchens einen morphologisch gut begrenzten zentralen Zellkern darstellte, hat sich bei der Differenzierung und Verdichtung des Protoplasmas im ganzen Erythrocyten verteilt und mit dem Plasma innig vermischt (teilweise ist sie vielleicht auch ausgestoßen). Nur im Zentrum ist zuweilen noch ein färberisch nachweisbarer Rest des ursprünglichen Kerns übrig geblieben. Der junge Tertianparasit entzieht dem befallenen Blutkörper zunächst die am leichtesten resorbierbaren flüssigen Bestandsteile, die durch Flüssigkeitsaufnahme (infolgedessen Quellung, Hypertrophie) aus dem Blutplasma ersetzt werden. Die leicht verdaulichen Bestandteile des roten Blutkörperchens sind aber nicht seine Kernbestandteile, sondern die plasmatischen, wissen wir doch von der Verdauung aller genauer untersuchten Zellen, daß die chromatische Substanz stets am längsten Widerstand leistet. Es kommt also bei der Resorption des Erythrocytenstroma zu einer Art Ausfällung der darin enthaltenen Kernbestandteile. Das Plasma um sie herum wird verdaut und durch Flüssigkeit von außen der Raum angefüllt, daher erscheint das Blutkörperchen gröber vacuolisiert und blasser, in jeder Vacuole liegt ein Tüpfel und bei der weiteren Resorption sammelt sich die ausgeschiedene, oder zurückgelassene Kernsubstanz zu immer größer werdenden Konglomeraten an. Die Hypertrophie des roten Blutkörperchens, die auch für die Tertianparasiten charakteristisch ist und den anderen beiden Arten der Malariapara-

[1]) cf. auch die Tafel, die Maurer seiner Arbeit beigegeben hat.

siten fehlt, dürfte durch das schnelle Wachstum und den bedeutenderen Verbrauch an Nährmaterial seitens des Plasmodium vivax bedingt sein. Die resorbierbare Substanz des Blutkörperchen reicht bei weitem nicht aus, die resorbierten Teile werden daher wie bei den Coccidien durch immer stärkere Flüssigkeitsaufnahme ersetzt und das dabei nicht verdaute Stroma der Wirtszelle ausgedehnt. Hierbei erklärt sich die Steigerung der Flüssigkeitsaufnahme durch den geringeren Gehalt der letzteren an Nährsubstanzen gegenüber den zuerst resorbierten Bestandteilen des Blutkörperchen. Auf die physiologische Deutung des abweichenden Verhaltens bei den beiden anderen Malariaparasiten, das ich durch Größen- (Tropica) und Wachstumsdifferenzen (Quartana) erkläre, werde ich in den Abhandlungen über diese Arten genauer eingehen. Leider haben wir nicht die Möglichkeit, die hier angedeuteten Ideen irgendwie durch Experimente zu prüfen, sie müssen daher vorläufig nur Hypothesen bleiben, die ich aber trotzdem aussprechen wollte, um zu ihrer Diskussion anzuregen.

Nach dieser kleinen Abschweifung, zu der uns das Wachstum der Schizonten geführt hatte, kehren wir zu den letzteren zurück. In den nächsten Stunden nach dem Auftauchen der Ernährungsvacuole wächst der Parasit, indem er seine Gestalt fortwährend ändert, unter Zunahme seiner amoeboiden Beweglichkeit. Doch erstreckt sich die Volumzunahme zunächst merkbar nur auf das Plasma; der Kern behält einen Durchmesser von $1—1^1/_2\ \mu$, wenn das Tier eine Größe von $4—6\ \mu$ erreicht hat (Fig. 49, 50, 52). Nicht selten beobachtet man in einem Kern 2 Karyosome (Fig. 51), wie wir bei Besprechung der Schizogonie sehen werden, ist diese Anomalie wahrscheinlich dadurch bedingt, daß ein Merozoit sich abschnürte, bevor die Kernvermehrung vollendet war, oder gerade während derselben[1]). Sichere Anzeichen dafür, daß schon in so frühen Wachstumsstadien die Kernteilung zur Schizogonie beginnt, habe ich nie beobachtet und halte auch die nicht selten gefundenen zweikernigen jungen Schizonten für abnorme Stadien. Die Kernteilung der Schizogonie hatte noch nicht aufgehört als die einzelnen Merozoiten sich schon ablösten (cf. den Abschnitt über die Schizogonie). Bei starker Infektion des Blutes mit Parasiten findet man häufig Doppelinfektionen und Mehrfachinfektionen eines roten Blutkörperchen.

Fig. 53 stellt die höchste Zahl von Parasiten, die ich in einem Blutkörper vereinigt fand, vor. Die Parasiten bleiben stets getrennt voneinander, Plastogamie kommt bei den Malariaparasiten nicht vor. Obwohl die 4 jungen Schizonten in Fig. 53 dicht gedrängt liegen, sind die Grenzen zwischen den einzelnen Individuen doch deutlich ausgeprägt. Jeder Parasit hat auch seine besondere Ernährungsvacuole, bei dem unteren ist dieselbe in zwei Teile geteilt. Die Wirkung, welche die vier Individuen auf die Wirtszelle ausgeübt haben, entspricht ungefähr der Wirkung eines Parasiten in einem Wachstumsstadium, dessen Volumen dem der 4 jungen Schizonten zusammen gleichkommt.

Bald nachdem der Schizont die Ringform angenommen hat, treten auch die ersten Produkte der regressiven Metamorphose, die Exkretkörner, in seinem Plasma auf. Die kristallinischen Körnchen, welche ja den Malariaparasiten als Pigmentkörnchen ihren besonderen Charakter verleihen, stellen Umwandlungsprodukte der Substanz des roten Blutkörpers dar, die man wohl hier und da in der Literatur auch als Melanin bezeichnet findet, obwohl man in der Physiologie unter diesem Namen ganz andere Umwandlungsprodukte des Blutes versteht. Die Entdeckung, daß diese Exkretkörner der Malariaparasiten im polarisierten Licht doppelbrechend erscheinen, ermöglicht ihre Erkennung schon beim ersten Auftreten, wenn sie noch kaum wahrnehmbare

[1]) Ich halte die Erscheinung also nur für eine abnorme Doppelbildung.

winzige Körnchen darstellen. Fig. 52 zeigt die ersten kleinen Pigmentstippchen, ein größeres (rechts) und zwei kleinere (links vom Kern). Die Farbe des Pigments ist bei durchfallendem Licht mehr oder weniger dunkel gelbbraun mit einem Stich ins Olivgrün und schwer durch die Zeichnung wiederzugeben. Das Pigment der Schizonten ist stets spärlicher und feinkörniger als das der Geschlechsstadien. Während der amoeboiden Bewegungen und Plasmaströmungen wird es mehr oder weniger lebhaft umhergeworfen, zeigt aber bei den Schizonten nie die eigentümlich wackelnde Bewegung wie bei den ♂ Geschlechtsformen. Das weitere Wachstum des Schizonten bis zum Alter von 24 Stunden (Fig. 52—57) bietet nichts besonders Bemerkenswertes.

Alle Teile des Parasiten nehmen an Größe zu. Das Pigment wird reichlicher, das Plasma dichter und stärker färbbar, der Kern vergrößert sich auch, ohne im wesentlichen seine Struktur zu verändern; die Ernährungsvacuole dehnt sich aus, oft treten zwei oder drei an ihre Stelle und die amoeboide Beweglichkeit nimmt allmählich zu. Hierbei wird die Plasma bald in dieser bald an jener Stelle dichter angehäuft, an anderen verdünnt. Der Kern behält meist seine exzentrische Lage an der Peripherie des Ringes bei, oft liegt er scheinbar sogar außerhalb desselben, doch überzeugt man sich stets, daß er noch durch eine zarte Plasmabrücke mit dem Körper des Schizonten in Verbindung steht. Durch die amoeboide Bewegung wird schon in dieser Wachstumsphase die Gestalt des Parasiten oft stark verändert, in die Länge gestreckt (Fig. 53 *a*) oder ganz unregelmäßig (Fig. 51, 52). Das Pigment pflegt in den dichtesten Plasmaanhäufungen auch am dichtesten zu liegen, da diese meist die peripheren Teile einnehmen, findet man hier auch das Pigment am reichlichsten. Das ganze Plasma ist mehr oder weniger deutlich alveolär strukturiert, was seinen optischen Ausdruck in einer feinen Retikulierung findet. Die einzige Veränderung, die man nach etwa 24-stündigem Wachstum am Kern bemerkt, ist, daß in seinem Karyosom, bei diesem oder jenem Parasiten ein oder zwei helle Flecken oder Lücken auftreten (Fig. 56, 57), die ich für Vacuolen halte. Dies spricht für den Beginn einer Flüssigkeitsaufnahme und Auflockerung des Karyosoms bei seinem Wachstum. Die Wirtszelle ist nach 24 Stunden bereits stark ausgedehnt, abgeblaßt und weniger färbbar geworden.

Die nächste Wachstumsperiode (24—36 Stunden der Entwicklung) des Schizonten, die den Höhepunkt seiner vegetativen Tätigkeit darstellt, ist charakterisiert durch eine bedeutende Steigerung seiner amoeboiden Beweglichkeit. Er nimmt (Fig. 18, Taf. XXI, 58—63, Taf. XXII) die abenteuerlichsten Gestalten an und ist keinen Augenblick in Ruhe. Das Pigment, das weitere Zunahme erfährt, wird überall umhergeworfen, lange Pseudopodien werden von den verschiedensten Seiten ausgestreckt und wieder eingezogen, große Vacuolen treten auf und verschwinden wieder, tiefe Buchten schneiden in die Peripherie ein, um alsbald wieder vom Plasma überströmt zu werden. Kurz, es ist ein wechselvolles, anziehendes Schauspiel, das den Parasiten mit Recht den Namen „vivax“ tragen läßt.

Während der feinere Bau des Plasmas derselbe bleibt, zeigt der Kern einige Veränderungen, die wahrscheinlich schon Vorbereitungen zu seiner Vermehrung darstellen. Bei seinem Wachstum wird die von der vorigen Wachstumsperiode begonnene Auflockerung des Karyosoms weiter fortgesetzt. Fig. 58—63 demonstriert diesen Prozeß leichter als viele Worte Im Leben zeigt das Karyosom ebenfalls nicht mehr seine kompakte, glänzende Beschaffenheit, sondern es ist fein granuliert und weniger lichtbrechend geworden (Taf. XXI, Fig. 18) und daher oft schwerer zu erkennen. Die Vacuolisierung des Karyosoms schreitet so weit fort, daß schließlich der Kern im optischen Durchschnitt wie von einem feinen gleichmäßigen Netzwerk (Fig. 63, 64) erfüllt scheint, dessen Knotenpunkte und Fäden von stärker

gefärbten (Chromatin-) Körnchen gleichmäßig und dicht erfüllt sind, während die Maschenräume hell erscheinen. Gegen das Ende dieser Wachstumsperiode hört allmählich die lebhafte Beweglichkeit des Plasmas auf, die Pseudopodienbildung und die Pigmentströmung wird geringer; die Vacuolisierung des Plasmas macht einer dichteren Struktur Platz, der Parasit nimmt mehr abgerundete Gestalt an und wächst nun langsamer, während in seinem Innern die reproduktive Tätigkeit ihren Anfang nimmt. Das allmähliche Aufhören der vegetativen Tätigkeit geht mit dem ebenso allmählichen Beginn der Vorbereitungen zur Fortpflanzung parallel. Sobald das Wachstum (nach 42—46 Stunden) ganz aufhört, sind die reproduktiven Vorbereitungen soweit vorgeschritten, daß es in kurzer Zeit zur Vermehrung des Parasiten kommt. Die ersten Andeutungen der Veränderungen, welche zur Schizogonie führen, bestehen in der bereits geschilderten Auflockerung der Kernsubstanz. Die Zeit 36—46 Stunden nach dem Anfall oder 12 bis 2 Stunden vor dem neuen Anfall stellt die Periode des langsamen Wachstums und der Kernveränderungen zur Schizogonie dar[1]).

b) Die Kernveränderungen und die Kernvermehrung der Schizonten.

Nachdem der Kern des Schizonten während des lebhaften Wachstums desselben bedeutend an Größe (etwa von 1—3 μ) zugenommen und eine Auflockerung und Verteilung der färbbaren Substanzen (Chromatin) in seinem Innern stattgefunden hat, beginnen Umlagerungen der Kernbestandteile, die zur Ausbildung einer Kernplatte führen. Am lebenden Objekt stellt der aufgelockerte Kern eine sehr schwach lichtbrechende Blase dar, mit gleichmäßig feiner Granulierung; bei andauernder Beobachtung bemerkt man, wie diese ursprünglich durch den ganzen Kernraum gleichmäßig verteilte Körnelung ungleichmäßig wird und im Verlauf einer Stunde sich nach der Äquatorialebene des Kerns konzentriert, während die anderen Teile hell und homogen erscheinen; zugleich macht sich eine deutliche Abspaltung der Kernblase parallel zu dieser stärker lichtbrechenden Äquatorialzone bemerkbar. Fig. 19*a*, Taf. XXI, stellt das Endresultat dieser Vorgänge dar und entspricht in der Deutlichkeit ungefähr der Wirklichkeit. Am konservierten Präparat sieht man einige kleine Einzelheiten mehr, anderes aber weniger deutlich (Fig. 65, 66), das letztere gilt besonders für die Kerngrenze, die im Leben schärfer gegenüber dem alveolären Plasma hervortritt. Deutlicher ist die Konfiguration der Äquatorialplatte durch die scharfe Färbung geworden. In Fig. 65 sieht man bei einem noch wenig abgeplatteten Kern Chromatinkörnchen in parallelen Reihen von Pol zu Pol ziehen, wobei die dicksten Körnchen im Äquator liegen. Fig 66, die eine fertige Kernplatte darstellt, läßt die Grenzen des sehr abgeplatteten und verbreiterten Kerns nur undeutlich erkennen. Fast alle färbbare Substanz ist in der Platte

[1]) Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine Abhandlung von Argutinsky über den Tertianparasiten (in: Arch. mikr. Anat., Bd. 59, S. 345), in der Verfasser auf Grund gefärbter Präparate zu der Ansicht gelangt, daß die Parasiten nicht in den Blutkörperchen sitzen, sondern denselben nur äußerlich angeklebt sind. Die hier geschilderte direkte Beobachtung des Eindringens der Sporozoiten und Merozoiten in die Blutkörper spricht gegen die Auffassung, ebenso die nicht zu bestreitende Tatsache, daß bei den nächstverwandten Blutparasiten der Vögel der intrazelluläre Zustand derselben leicht zu erkennen ist. (Auch alle anderen bekannten Haemosporidien sind während ihres Wachstums intrazellulär.) In Präparaten aber (nassen und trockenen) kann man leicht und nicht selten die Parasiten teilweise außerhalb der Blutkörper finden. Es sind dies Kunstprodukte, die dadurch entstehen, daß die erweichte Substanz des den Parasiten beherbergenden Erythrocyten durch Kapillarattraktion auf das Deckglas gezogen und hierbei von dem zäher flüssigen Parasiten mehr oder weniger abgestreift wird. Man kann dies beim Eintrocknen frischer Präparate leicht direkt beobachten. In meinen späteren Abhandlungen über die anderen Malariaparasiten komme ich ausführlicher auf diese Angelegenheit zurück.

zusammengedrängt, deren zackiges Aussehen noch auf ihre Entstehung aus einzelnen Körnchen hinweist. Bei großer Anstrengung sieht man auch Spuren einer parallelen Anordnung der achromatischen Teile des Kerns, besonders bei starker Eisenhämatoxylintinktion.

Am lebenden Objekt bemerkt man, daß im Laufe von etwa 20 Minuten die Äquatorialplatte breiter wird und daß in ihrem Äquator hier und da kleine Lücken, wie Vacuolen, auftreten, die sich weiter ausdehnen, miteinander zu verschmelzen scheinen und schließlich eine Spaltung der Platte zustande bringen. Im Verlauf einer weiteren halben Stunde waren die Tochterplatten unter Zusammenschrumpfung soweit auseinander gerückt, wie Fig. 19 *b* es zeigt. Die aufeinander folgenden Stadien dieses Vorgangs am konservierten Präparat, die in Fig. 67 und 68 dargestellt sind, bedürfen wohl keiner weiteren Erläuterung.

Die Tochterkerne schicken sich sogleich wieder zur Teilung an, doch ist die Ausbildung einer scharfbegrenzten Äquatorialplatte schon bei der zweiten Kernteilung undeutlich und die Kerndurchschnürung nimmt immer unregelmäßigere Gestalt an. Bei den weiteren Kernteilungen tritt dies noch deutlicher zutage und in den Endphasen der Kernvermehrung sind die Anklänge an die primitive Mitose, wie wir sie bei so vielen Protozoen finden[1]), fast ganz verschwunden; es erfolgt dann die Kernvermehrung durch direkte und sogar multiple[2]) Kernschnürung. Diese Umwandlung der Kernteilungsmodi von der primitiven Mitose (Fig. 66) bis zur multiplen Kernzerschnürung ist wohl ohne Erläuterung aus den aufeinander folgenden Phasen in Fig. 66—74 ersichtlich. Vergleiche auch Fig. 20, Taf. XXI, die nach dem Leben gezeichnet ist.

Das Herabsinken des Kernvermehrungsmodus von einer Art primitiver Mitose zur direkten Kernteilung kennen wir auch bei den Coccidien (cf. Schaudinn (1900, S. 230, 1901 u. a. O.) Siedlecki [99 usw.]). Zur Erklärung dieser Erscheinung erlaube ich mir hier nur wenige Bemerkungen. (Nach Mitteilung meiner weiteren Haemosporidien-Studien hoffe ich näher auf die Kernvermehrungsvorgänge derselben einzugehen). Beim Beginn der Kernvermehrung ist die Kernsubstanz nur spärlich vorhanden, es tritt die Anordnung der einzelnen Chromatinpartikel deutlich zutage, während der weiteren Kernvermehrung geht mit der Aufteilung der Kernsubstanz eine außerordentliche Proliferation derselben Hand in Hand. Das Chromatin wird während der Teilungsphasen vermehrt, und diese Kombination von Wachstum und Teilung bringt die Unregelmäßigkeit der letzteren hervor. Während ein Kern sich durchschnürt, werden an seine Teilhälften schon neue Chromatinmassen angelagert und veranlassen die Bildung von Büscheln und Fortsätzen. Bei dem Auftreten des neuen, hinzuwachsenden Chromatins aus dem Plasma scheint dasselbe zuerst in einer schwerer färbbaren Modifikation in der Nähe der fertigen Kernsubstanzen vorhanden zu sein. So erkläre ich mir die Verschiedenheit der Bilder bei schwacher und starker Färbung nach Romanowsky (Fig. 72*a*, *b*, 74*a*, *b*). Bei der starken Färbung treten Verbindungen zwischen den einzelnen Kernmassen auf, die bei den schwachen nicht zu erkennen waren. Die Substanz dieser schwerer färbbaren Verbindungsbrücken und Höfe zwischen den Kernen und in der Umgebung derselben halte ich für die Vorstufe der durch Umwandlung des Plasmas oder Ausscheidung aus demselben neugebildeten Kernsubstanz.

Nachdem die Kernteilung vollendet ist, runden sich die einzelnen Tochterkerne kuglig ab, und es beginnt die Teilung des Plasmas. Bevor ich die Schizogonie genauer schildere, will ich noch einige Bemerkungen über die Literatur der Kernvermehrung des Schizonten zu meinen eigenen Beobachtungen hinzufügen.

---

[1]) Vgl. Hertwig [98], Schaudinn [95b, 99a] u. a.

[2]) Vgl. Schaudinn ([94a] 1900 u. a. O.).

Die Literatur über die bisherigen Untersuchungen an den ungeschlechtlichen Stadien der Malariaparasiten findet sich bei Mannaberg ([99] S. 126), Ziemann ([89] S. 17), Lühe (1900, S. 44) und Grassi (1901, S. 137).

Dort findet man Angaben über die erste Auffindung des Zellkerns des Malariaparasiten (Golgi, Celli, Guarnieri, Grassi), über die ersten genaueren Schilderungen seines Baues (Grassi, Feletti, Mannaberg). Auf die Kernteilung gingen zuerst Grassi und Feletti ein, die mit einer sehr primitiven Methode direkte Kerndurchschnürung konstatierten. Romanowsky, dem die Malariaforschung die ausgezeichnete Färbungsmethode verdankt, faßte die Kernvermehrung als Karyokinese auf; Mannaberg [93] ließ den Kern des Malariaparasiten vor der Kernvermehrung sich im Plasma auflösen und dann die Tochterkerne plötzlich wieder auftauchen (also wohl eine Art multipler Kernvermehrung). Seine Befunde bestätigte vollständig Gautier, seine Arbeit bedeutet in dieser Frage keinen Fortschritt gegenüber den bisherigen Untersuchungen[1]), vielmehr hat er ebenso wie alle anderen die Geschlechtsstadien mit den Schizonten vermengt, wie ein Blick auf seine Figuren beweist. (Fig. *A*1—*A*3 sind Schizonten, *A*4 ein sehr gut gezeichneter Makrogamet, *B*1 ein junger Makrogamet, *B*3, *B*4 Mikrogametocyten usw.)

Meines Erachtens stammen die besten Beobachtungen über die Kernverhältnisse der Schizonten von Plasmodium vivax von Ziemann. In seiner ersten Mitteilung [96] hatte er wohl hauptsächlich die ersten Stadien der Kernvermehrung gesehen und kam daher zu einer Bestätigung von Romanowskys Angaben. Er schreibt S. 671: „Die Zellteilung der heimischen sogenannten Tertianparasiten ist eine karyokinetische.“ In der zweiten Mitteilung widerrief er dies Resultat seiner ersten: „Die Kernteilung ist meiner Meinung nach am ehesten als amitotische bzw. direkte Kernvermehrung (Kernzerschnürung nach O. Hertwig) aufzufassen“ ([97] S. 646). Diese Anschauung behielt er auch in seiner ausführlichen Arbeit bei [98]. Dieser Widerspruch der Auffassung klärt sich ja durch meine Befunde nun leicht auf. Auch Ziemann kombiniert, obwohl er den Entwicklungsgang der Schizonten bisher am richtigsten dargestellt hat, überall die Geschlechtsformen hinein (cf. 97, Taf. VI, Fig. 10, 12, 13, 14, 15; 98, Taf. I, Fig. 22, 25, 26, Taf. III, Fig. 9, 11, Taf. V, Fig. 5—7 usw.). Außerdem ist ein Mangel seiner Arbeiten, daß er bei zu schwachen Vergrößerungen untersuchte und ihm daher viele Details entgehen mußten. Auf die Überfärbung mancher seiner Präparate habe ich schon früher hingewiesen. Trotz dieser kleinen Aussetzungen kann ich die Arbeiten Ziemanns nur für den größten Fortschritt, welchen die Kenntnis der Schizontenentwicklung bisher seit den Entdeckungen Golgis erfahren hat, erklären. Bastianelli und Bignami (1900, S. 149), die zuerst die Unterschiede der Geschlechtsformen von Plasmodium vivax genauer studierten, kamen bezüglich der Schizontenentwicklung zu einer Bestätigung von Ziemanns Befunden. Sie wiesen ferner bei den Schizonten auf die Vacuole als charakteristische Bildung hin.

Grassi (1901, S. 140) faßt die bisherigen Beobachtungen über die Schizontenentwicklung kurz zusammen. Am Schlusse seiner Auseinandersetzungen steht folgender Passus: Bei den

---

[1]) Wenn daher Lühe (1900, S. 44) schreibt: „Diese (die Kernteilung) wurde in einwandfreier Weise zuerst nachgewiesen — nicht von Ziemann, wie ich zur Zeit der ersten Abfassung meines Manuskriptes noch annahm — sondern von Gautier usw., so trifft dies nicht ganz zu. Gautier ([98] S. 443) schreibt nach einer Schilderung, die sich ganz mit der Mannabergs deckt, selbst: „Wie aus der Beschreibung ersichtlich ist, können wir mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß der von mir als Kern bezeichnete Teil des Parasiten auf einer gewissen Entwicklungsstufe nicht nachweisbar ist.“ Und weiter: „Ich behalte mir weitere Untersuchungen vor, obwohl ich mich bemüht habe, meine bisherigen Präparate auf das Vorsichtigste zu deuten, und obgleich derselbe Entwicklungsgang auch bereits von Mannaberg beschrieben wurde.“

nach der Romanowskyschen Methode angefertigten Präparaten erscheint zuweilen das Chromatin deutlich in Chromosomen, welch letztere in doppelter Reihe angeordnet sein können, so daß man an eine geteilte Kernplatte und daher an eine Karyokinese denken kann. Diesbezüglich sind auch die in der kürzlich erschienenen Arbeit von Bastianelli und Bignami ([99] 1900) angegebenen Fig. 4 und 7 auf Taf. I zu berücksichtigen. Es handelt sich zweifelsohne dabei um Teilungsstadien; ihre Bedeutung ist schwer zu bestimmen. Es können auch Stadien beobachtet werden, in welchen die Chromosomen einer jeden Kernplattenhälfte entweder teilweise oder fast vollständig miteinander verschmolzen erscheinen. Auch in diesen Fällen könnte es sich, obwohl die Auffassung etwas gekünstelt wäre, um Karyokinese handeln. Dieser Auffassung steht jedoch die Tatsache gegenüber, daß in zahlreichen Fällen eine typische direkte, einfache oder mehrfache Teilung der Chromatinmasse stattfindet usw.“ Ich habe diese neueste Äußerung eines der erfahrensten Malariaforscher über die Kernvermehrung der Schizonten hier wörtlich hergesetzt und bitte sie mit meinen Befunden zu vergleichen.

c) Die Schizogonie.

Die Zahl der Kerne, welche der erwachsene Schizont nach beendeter Kernvermehrung enthält, schwankt zwischen 12 und 24. Am häufigsten findet man die Zahl 16. Ungerade Zahlen werden seltener beobachtet. Zuweilen beginnt die Teilung des Plasmas und die Ablösung der Merozoiten schon an der Peripherie, wenn im Zentrum des Schizonten einzelne Kerne noch in der Durchschnürung begriffen sind, und andererseits kann auch in abgelösten Merozoiten noch der Kern Ansätze zur Teilung machen (cf. vorher die jungen Schizonten mit zwei Karyosomen). Die zur Ruhe gekommenen Tochterkerne (Fig. 75, 76) sind meist kuglig, mit glatten Konturen, der während der Kernvermehrung oft undeutliche, achromatische Teil und die Kerngrenze umgibt wieder als mehr oder weniger ausgeprägter Alveolensaum das zentral oder exzentrisch gelegene Karyosom. Die Färbbarkeit der Kerne und ihr Lichtbrechungsvermögen im lebenden Objekt hat bedeutend gegenüber den Kernvermehrungsstadien zugenommen (cf. Fig. 20, 21). Das Pigment, das während der Kernvermehrung schon begann, sich an einzelnen Stellen zu größeren Klumpen zusammenzudrängen (wahrscheinlich infolge der Bewegungen der sich teilenden Kerne zusammengeschoben) lokalisiert sich an einer oder wenigen Stellen des Plasmas zu größeren Haufen (Fig. 75, 76) und ganz allmählich beginnt die Teilung des Plasmas. Man bemerkt am lebenden Objekt, wie einzelne Randpartien des Parasiten sich langsam hervorwölben, an den Buchten, welche die einzelnen Buckel trennen, treten dunklere Grenzlinien auf, die mit weichen Konturen gegen das Innere des Plasmaklumpens vordringen. Auch am gefärbten Präparat bemerkt man diese Grenzlinien zuerst in den peripheren Teilen der Zelle. Um jeden Kern sammelt sich das gröber alveoläre Plasma, die größten Alveolen am Kern, die kleinsten an den Grenzen der anderen Kernbezirke. Besser als eine lange Beschreibung macht dies Fig. 77 klar. Die Grenzen der einzelnen Merozoiten-Anlagen dringen von der Peripherie gegen das Innere allmählich vor und teilen das ganze Plasma in so viele Zellen als Kerne vorhanden sind. Allmählich lockert sich der Zusammenhang der Tochterzellen und unter vollständiger Zerstörung des vorher schon bis auf einen schmalen Saum verzehrten Blutkörperchens wandern die Merozoiten durch aktive Bewegungen aus. Das Pigment bleibt als Restkörper allein von der Zelle übrig (Fig. 21, Taf. XXI, Fig. 78, 79, Taf. XXII). So regelmäßige Formen der Schizogonie, wie Golgi sie abbildet, habe ich niemals beobachtet; auch finde ich das Pigment ebenso häufig in zwei oder zahlreicheren Häufchen, wie in einem einzigen Klumpen konzentriert. Ist letzteres

der Fall, so kann der Restkörper sowohl zentral als peripher liegen. Kurz, es herrscht hierin die größte Mannigfaltigkeit. Sowohl die Merozoiten als ihre Kerne zeigen während der Schizogonie nicht unbedeutende Größendifferenzen, wie ein Blick auf die Fig. 77—79 der Taf. XXII lehrt. Der Durchmesser der kugligen oder ovalen Karyosome schwankt zwischen $^1/_2$ und $1^1/_4$ μ; die Größe der verschieden gestalteten, kugeligen, ovalen oder polygonalen Merozoiten zwischen $1^1/_2$ und 3 μ. Das Vorkommen von Merozoiten mit zwei Karyosomen und selbst zwei Kernen habe ich bereits erwähnt. Alle Bemühungen, unter den Merozoiten irgendwelche anderen Differenzen als die erwähnten zu finden, welche darauf hätten schließen lassen, daß die Differenzierung der Geschlechtsformen, wie bei manchen Coccidien, schon bei der Schizogonie stattfindet, sind vergeblich gewesen. Plasmodium vivax stimmt in seiner ungeschlechtlichen Fortpflanzung bezüglich dieses Punktes vollständig mit Coccidium schubergi überein. Gerade nachdem ich kurz zuvor die ganz abweichenden Verhältnisse bei Cyclospora caryolytica (1902) studiert hatte, bei welcher Form eine Trennung der Geschlechter von Anfang an gefunden wurde, habe ich mein Augenmerk ganz besonders auf die Prüfung dieser Frage bei Plasmodium gerichtet, aber wie erwähnt, keine Andeutung von Geschlechtsdifferenzen bei der Schizogonie gefunden, weder bei Untersuchung der Neuinfektionen noch der Recidive. Letztere dürften ihre Entstehung der Rückdifferenzierung von ausgebildeten Makrogameten zu Schizonten verdanken, wie in einem späteren Kapitel ausführlich geschildert werden wird. Schizogonie bei Jugendstadien von Schizonten, wie sie bei Coccidien häufig gefunden wird, habe ich bei Plasmodium vivax nicht beobachtet.

d) Die freien Merozoiten, ihre Bewegungen und das Eindringen in die roten Blutkörperchen.

Genauere Angaben über das Verhalten der extraglobulären Merozoiten von Plasmodium vivax habe ich bis auf eine später zu erwähnende Ausnahme nicht in der Literatur gefunden. Alle Autoren scheinen die aktive Einwanderung in die Blutkörperchen nur anzunehmen, ohne genauere Untersuchungen über die Lokomotionsfähigkeit der Merozoiten angestellt zu haben.

Die Gestalt der Merozoiten, welche man nach der Loslösung vom Restkörper des Schizonten frei im Blutplasma findet, ist sehr variabel. Wir finden langgestreckte, plump stäbchenförmige (Fig. 80*a*), kurze, dicke, zylinderförmige (Fig. 80*b*), amoebenähnliche (Fig. 80*c*), spindelförmige (Fig. 80*d*), kuglige und ovale (Fig. 80*e*) Gestalten. Der Kern, welcher am lebenden Objekt als stärker lichtbrechendes von einem hellen Hofe umgebenes Kügelchen erscheint, ist stark färbbar und besteht aus Karyosom mit umgebendem Alveolarsaume (Fig. 80). Er liegt bald in der Mitte, bald exzentrisch oder auch häufig polar (Fig. 80*e*). Die feinste Struktur des Plasmas ist eine alveoläre (Fig. 80), was besonders deutlich nach starker Eisenhämatoxylinfärbung erkannt wird. Bei Vorhandensein zahlreicher Stadien der Schizogonie im Blut (ich verfügte über einen Fall, bei dem in jedem Gesichtsfeld 2—3 Schizonten in Schizogonie zu finden waren) macht es keine Schwierigkeiten, die Bewegungen der Merozoiten auf dem geheizten Objekttisch zu verfolgen. Dieselben erfolgen viel langsamer als bei den Sporozoiten und sind daher leichter zu studieren.

Ebenso wie bei den Sporozoiten können wir Gestaltsveränderungen und Lokomotionsbewegungen unterscheiden. Die ersteren bestehen in amoeboiden Bewegungen, die sehr träge sind und die wir schon von den jüngsten Stadien der Schizonten her kennen, in peristaltischen Kontraktionen (Fig. 22*a*), die ganz denen der Sporozoiten entsprechen, und in Krümmungen

(Fig. 22*b*). Die letzteren sind bei der Kürze der Merozoiten nicht sehr ausgiebig, Fig. 22*b* stellt die stärkste beobachtete Konkavität dar. Das zuckende Zurückschnellen in die gestreckte Lage ist aber auch hier zu beobachten.

Die Lokomotionsbewegung erfolgt wie bei den Sporozoiten durch langsames Vorwärtsgleiten; auch diese Bewegung ist viel träger als bei den lebhaften Sporozoiten. Am leichtesten ist dieselbe bei der Entfernung der Merozoiten von den Pigmentresten zu beobachten. Fig. 25*a*—*f* stellt sechs Stadien dieses Vorganges dar: Der anfangs ruhig liegende Merozoit beginnt träge amoeboide Bewegungen auszuführen (23*b*), streckt sich allmählich in die Länge (23*c*, *d*), wobei sein Vorderende in eine abgerundete Spitze ausgezogen wird, während das an dem kleinen Pigmentklumpen haftende Hinterende stumpf bleibt; nachdem er seine größte Längenausdehnung erreicht, rückt er langsam von dem Pigmentklumpen ab, mit dem er noch eine Weile durch eine zarte Gallertbahn in Verbindung steht (23*f*).

Ebenso wie die Bewegungen, kann man auch das Eindringen in die Blutkörperchen ohne Schwierigkeiten im Präparat, auf dem geheizten Objekttisch verfolgen; ganz im Gegensatz zu den großen Hindernissen, welche die Sporozoiten bieten, habe ich diesen Vorgang an demselben Präparat an zahlreichen Blutkörperchen in seinen verschiedenen Phasen beobachtet. Das Eindringen erfolgt ebenso wie bei den Sporozoiten durch Kombination aller Bewegungsarten und nimmt eine Zeit von $^1/_2$ bis zu 1 Stunde in Anspruch.

Fig. 24*a* bis 24*f* stellt 6 Phasen dieses Prozesses dar und bedarf nach der bei den Sporozoiten gegebenen ausführlichen Schilderung wohl keiner eingehenden Erläuterung.

Durch den Nachweis, daß sowohl die Gestaltsveränderungen wie die Art des Eindringens bei den Merozoiten, die größte Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen bei den Sporozoiten zeigen, können wir diese beiden Stadien noch sicherer mit den entsprechenden der Coccidien homologisieren. Bei letzteren finden wir nicht nur die ganz entsprechenden Bewegungen, sondern auch die Art des Eindringens in die Wirtszellen ist außerordentlich ähnlich. Ebenso wie bei Plasmodium vivax sind diese Vorgänge z. B. bei Coccidium schubergi auch bei den Sporozoiten und Merozoiten gleich und ebenso unterscheiden sich die beiden Stadien auch nur durch geringe Unterschiede in der Größe, Gestalt und im feineren Bau des Kerns.

Die anfangs erwähnte einzige nähere Angabe über Bewegungen der jüngsten Stadien von Plasmodium vivax finde ich bei F. Plehn ([90] S. 14). Da sie ganz im Widerspruch steht mit meinen Befunden, muß ich hier näher darauf eingehen. F. Plehn behauptet die kleinsten Stadien der Tertianparasiten in lebhafter Bewegung gefunden zu haben. Im Blut, etwa 2 bis 3 Stunden nach Abfall des Fiebers fand Verfasser „eine ziemlich reichliche Anzahl kleinster, wenig lichtbrechender, blasser Körperchen von nicht ganz scharfer Kontur. Ihre Bewegungen sind von ziemlich erheblicher Schnelligkeit und veranlassen die Blutkörper, in deren Nähe sie sich befinden, zu leicht hin- und herpendelnden Mitbewegungen. Bei genauester Einstellung und passender Blendenwahl kann man ferner kleinste, dunkle Pünktchen erkennen, welche in lebhafter Beweglichkeit um den Organismus herum tanzen und welche durch feinste, etwas stärker als das Blutplasma lichtbrechende Fäden mit dem Parasitenkörper verbunden erscheinen.“ . . . Von dem Vorhandensein der als Geißeln gedeuteten Bewegungsorgane hat sich Verfasser auch durch Färbung überzeugt und in Fig. 1 Taf. I drei dieser mit Geißeln versehenen kleinsten Gebilde dargestellt. Eins derselben ist so gezeichnet, als ob es eben im Begriff wäre in ein Blutkörperchen einzudringen.

Der nächstliegende Gedanke bei der Beurteilung dieses, von meinen Beobachtungen ganz abweichenden Befundes war, daß Plehn Mikrogametenbildung und einzelne Mikrogameten gesehen

habe. Hierfür konnte sprechen, daß Verfasser an einer Stelle sagt: „Jeder der Parasiten besitzt 1—3, seinen eigenen Durchmesser um das 3—6fache an Länge übertreffende Geißelfäden von äußerster Feinheit, welche in ihrem Verlauf 2—5 intensiv dunkle, knötchenförmige Verdickungen erkennen lassen, die im lebenden Blut als um den Parasiten herumtanzende Körnchen imponierenden Gebilde.“

Ich würde keinen Zweifel tragen, diese Beschreibung auch auf Mikrogametenbildung zu beziehen, wenn Verfasser nicht die fraglichen Gebilde so klein (im Verhältnis zu den daneben abgebildeten Blutkörperchen) zeichnen würde. So klein und zart sind bei Plasmodium vivax weder einzelne Mikrogameten, geschweige denn Mikrogametocyten. So muß ich denn diese Frage nach der Deutung der Plehnschen Angaben offen lassen. Sicher ist nur, daß die geschilderten und abgebildeten Dinge nichts mit Merozoiten zu tun haben. Vielleicht ist auch der Zeichner der Tafel daran schuld, daß die fraglichen Gebilde zu klein ausgefallen sind. Merkwürdig ist nämlich, daß sämtliche rote Blutkörperchen aller Figuren der beiden Tafeln gleichmäßig ellipsoidal gezeichnet sind, und ich sie daher anfangs gar nicht für menschliche hielt; solche Blutkörperchen kenne ich nur bei den Thylopoden.

c) Die morphologischen Veränderungen der Schizonten und Gameten in ihren verschiedenen Wachstumsstadien nach Verabreichung von Chinin.

Seit der Entdeckung der Einwirkung des Chinins auf die Protozoenzelle durch Binz [69] haben sich zahlreiche Forscher mit der Art der Einwirkung dieses wichtigsten Malaria-Heilmittels beschäftigt. Mannaberg ([99] S. 379) hat die Literatur über dieses Thema zusammengestellt. Schon Laveran studierte die Einwirkung von Chininlösung bei direktem Zusatz zum Blut im Präparat. Dock [91], Marchiafava und Celli schlugen denselben Weg ein, selbst in neuester Zeit haben Lo Monaco und Panichi [99] von neuem diese primitive Methode des direkten Chininzusatzes zum Blut bei ihren Untersuchungen angewandt. Es ist einleuchtend, daß die hierbei gewonnenen Resultate nicht direkt auf die Verhältnisse im Blut übertragen werden können. Daß aber gewisse Schlüsse möglich sind, beweisen die leider nur sehr kurz gehaltenen Mitteilungen von Lo Monaco und Panichi, auf die ich später zurückkommen werde.

Nachdem Marchiafava und Celli gefunden hatten, daß in Präparaten auch bei Zusatz von Kochsalzlösung oder Wasser die Parasiten zum Absterben gebracht werden können, kam man zu der Überzeugung, daß die Beobachtung der Chinineinwirkung auf diesem direkten Wege nicht einwandsfreie Resultate ergebe und nicht auf das Verhalten im Blute übertragen werden könne. Mannaberg [93] begann daher vergleichende Untersuchungen der morphologischen Veränderungen der Parasiten vor und nach der Verabreichung von Chinin an die Wirte derselben. Romanowsky, Bacelli, Golgi, Marchiafava, Bignami, Ziemann und andere folgten ihm in dieser Methode.

Im wesentlichen kamen bisher alle Autoren zu demselben Resultat, daß das Chinin die Parasiten mit mehr oder weniger deutlichen Zerreißungserscheinungen tötet. Dieses Ergebnis steht aber nicht in Einklang mit den neuesten Befunden Lo Monacos und Panichis bei direkter Einwirkung der Chininlösung im Präparat. Diese Autoren beobachteten vielmehr ein Austreten der Parasiten aus den Blutkörpern in toto. Solange man bei derartigen künstlichen Versuchen aber nicht ähnliche Erscheinungen wie im Blute des lebenden Menschen gewinnt, scheinen mir Schlußfolgerungen, wie die erwähnten beiden italienischen Forscher zu ziehen, nicht beweiskräftig genug. Ferner möchte ich zur Kritik ihrer Angaben erwähnen, daß sie

keine Unterschiede zwischen den Schizonten und Geschlechtsformen bei ihren Versuchen mit den Tertian- und Quartanparasiten machen; wir wissen aber, daß im Präparat die Makrogameten und Mikrogametocyten auch ohne Chinineinwirkung aus den Wirtszellen austreten können. Leider erhielt ich die Arbeiten der Verfasser erst vor kurzer Zeit und konnte selbst noch nicht ihre Befunde nachprüfen. Ich hoffe aber später auf diese interessanten und wichtigen Fragen noch zurückzukommen.

Meine eigenen Beobachtungen über die morphologischen Veränderungen der verschiedenen Stadien des Plasmodium vivax bestätigen auch nur die Befunde Mannabergs und Ziemanns.

Bei einer Tertiana duplicata (Recidiv), die genau studiert war und bei welcher sich im peripheren Blut zur Zeit der Anfälle alle Sorten von Entwicklungsstadien, von den jüngsten Schizonten bis zu den Stadien der Schizogonie, freie Merozoiten, junge und erwachsene Geschlechtsformen fanden, bot sich die Gelegenheit den Einfluß des Chinins in ausgezeichneter Weise zu beobachten. Alle Stadien befanden sich in diesem Falle unter den gleichen äußeren Bedingungen, ihr verschiedenes Verhalten gegen das auf alle in gleicher Weise und gleichzeitig angewendete Chinin läßt darauf schließen, daß dasselbe durch innere, in dem Zustand der Parasiten liegende Gründe bedingt ist.

Dem betreffenden Kranken wurden $2\frac{1}{2}$ Stunden vor dem zu erwartenden Anfall $1\frac{1}{2}$ Gramm Chin. mur. mit einigen Tropfen Salzsäure in Wasser gegeben. Der Anfall erfolgte, wie erwartet, $2\frac{1}{2}$ Stunden nach der Eingabe des Chinins, war aber bedeutend schwächer als die früheren, obwohl das Chinin so kurze Zeit vorher gegeben war. Die Präparate, welchen die Fig. 81—89 entnommen sind, wurden beim Temperaturmaximum von 39,2° angefertigt.

Die jüngsten endoglobulären Schizonten waren blasser färbbar als normaler Weise, ohne scharfe Konturen, verschwommen, in der Gestalt verzerrt. Das meist kuglige Karyosom war ebenfalls fast bei allen in seiner Gestalt verändert und geschrumpft. Fig. 81 gibt ein recht typisches Individuum wieder. Freie Merozoiten, die beim vorigen Anfall in Menge vorhanden waren, konnten nicht entdeckt werden, höchstens waren Gebilde, die als Fragmente derselben gedeutet werden konnten, hier und da zwischen den Blutkörperchen zerstreut.

Ähnlich zerrissen und diffus gefärbt zeigten sich auch die älteren Wachstumsstadien der Schizonten (Fig. 82, 83) und zwar fand ich im Gegensatz zu Ziemann ([98] S. 75) den Kern selten unversehrt, sondern oft ebenso zerrissen und seine Teile zerstreut, wie das Plasma. Die Schizonten, welche das Chinin in der Hauptphase ihrer vegetativen Tätigkeit getroffen hatte (Fig. 84—86) und die schon im normalen Leben bizarre Formen und lebhafte amoeboide Beweglichkeit aufweisen, waren am meisten zerrissen.

Hingegen habe ich bei den reproduktiven Phasen, welche den Fig. 65—76 entsprechen, keine sicheren morphologischen Veränderungen gegenüber ihren normalen Stadien gefunden. Stark verändert erwiesen sich erst wieder die Endstadien der Schizogonie (Fig. 87). Die schon getrennten Merozoitenanlagen waren diffus gefärbt, ihre Konturen, ebenso wie die ihrer Kerne, verschwommen und zerrissen.

Halberwachsene Geschlechtsformen, sowohl ♂ (Fig. 88) als ♀ (Fig. 89) zeigten ähnliche Veränderungen wie die Schizonten: diffuse Färbung, Zerstreuung des Kernchromatins, Zerreißung und Verzerrung des Plasmas. Die erwachsenen Makrogameten und Mikrogametocyten zeigten hingegen keine wahrnehmbare Beeinflussung.

Es ergibt sich aus diesen kurzen Notizen, die ich aber oft bestätigt fand, daß die vegetativen Zustände am leichtesten durch Chinin beeinflußt werden, was auch physiologisch

einleuchtend ist, weil in dieser Wachstumsperiode die Resorption des umgebenden Mediums am stärksten ist, und die Flüssigkeitsaufnahme und damit das Eindringen der Chininlösung am leichtesten stattfindet.

Daß die ausgebildeten Geschlechtsformen auch bei Verabreichung von Chinin entwicklungsfähig bleiben können, beweist die Tatsache, daß ich meine Anophelen mit den Gameten meines Dienstmädchens erfolgreich infiziert habe, nachdem die Person einen Monat lang dreimal wöchentlich je ein Gramm Chinin genommen hatte. — Die moderne Chinintherapie gibt das Chinin 4—5 Stunden vor dem Anfalle. Dies ist nach den mitgeteilten Befunden durchaus rationell. Wo es vertragen wird, ist eine zweite Dosis 5—6 Stunden nach dem Anfall vorteilhaft, wie ich es in mehreren Fällen erfahren habe.

3. Die Gameten.

Während bei den Tropicaparasiten die Geschlechtsformen eine so abweichende Gestalt besitzen, daß sie mit keinem anderen Stadium der Parasitenentwicklung verwechselt werden können, ist diese Differenzierung bei Plasmodium vivax zwar für den Geübten auch sehr deutlich, aber doch nicht so ausgeprägt. McCallum, der Entdecker der geschlechtlichen Fortpflanzung der Haemosporidien, hatte schon 1897 die Unterschiede der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen bei den Parasiten der Vogelmalaria sehr gut gekennzeichnet und abgebildet. Ähnliche Unterschiede sind seither auch bei den menschlichen Malariaparasiten mehr oder weniger deutlich beschrieben. Am leichtesten sind sie bei den Tropicaparasiten zu beobachten, wo sie ganz mit den von McCallum entdeckten Differenzen übereinstimmen. Hier sind sie auch am genauesten studiert. Besonders haben Bastianelli und Bignami [99a] sich erfolgreich mit diesem Thema beschäftigt und auch bereits einige Angaben über die Gameten des Plasmodium vivax [99b] gemacht. Genauer ist die Entwicklung bei diesen Parasiten meines Wissens noch nicht studiert worden. Einige weitere Notizen über die Gameten und ihre Kennzeichen finden wir bei Grassi (1901, S. 148).

a) Kennzeichnung der ausgebildeten Makrogameten.

Die reifen extraglobulären Makrogameten, deren Befruchtung und weitere Entwicklung man im Blut nach der Aufsaugung durch einen Anopheles direkt beobachten kann, sind leicht schon im Leben von allen anderen Stadien zu unterscheiden. Ihre Gestalt ist meist rundlich, abgerundet polygonal oder kurzoval, seltener etwas länger gestreckt ellipsoidal. Sie sind fast stets etwas größer als die gewöhnlichen erwachsenen Schizonten. Durchmesser von 12—16 μ gehören nicht zu den Seltenheiten, während die Größe von 10 μ von den Schizonten selten überschritten wird. Ihr Plasma besitzt weit stärkeres Lichtbrechungsvermögen als alle anderen Stadien der Parasiten; es erscheint am lebenden Objekt dunkler granuliert und dichter (Taf. XXI, Fig. 32). Das Pigment ist stets etwa doppelt so reich entwickelt als bei gleich großen Schizonten, die einzelnen Pigmentkörnchen sind stäbchenförmig und fast stets doppelt bis dreimal so groß wie bei den Schizonten. Zahlreiche Zählungen der Pigmentkörner bei erwachsenen Schizonten im Beginn der reproduktiven Phase mit Hilfe des Polarisationsapparates ergaben, daß die Zahl der einzelnen Brocken und kleinsten Konglomerate zwischen 30 und 60 schwankt. Bei den Makrogameten fand ich diese Grenzen aber bei 60 und 120, also etwa doppelt so viele Einzelkonglomerate. Die Länge der stabförmigen oder unregelmäßig gestalteten einzelnen Pigmentkörper (nicht Zusammenballungen) schwankt bei den Schizonten zwischen unmeßbarer

Kleinheit und etwa $^1/_2$ μ, bei den erwachsenen Makrogameten zwischen $^1/_2$ und $1\,^1/_2$ μ, so daß die gesamte Pigmentmasse des Makrogameten das 3—4fache des Volumens bei einem Schizonten betragen kann. Das reichlich vorhandene grobe Pigment ist bei den Makrogameten durch das ganze Plasma zerstreut, viele der Stäbchen zeigen wackelnde und zitternde Bewegungen, ähnlich wie die Exkretkörner bei Amoeba crystalligera (Schaudinn [94b]). Bei letzterer Form ist diese Bewegung Brownsche Molekularbewegung; die Exkretkörner sind in größeren Plasmavacuolen suspendiert. Ähnlich scheint es mir auch bei dem Pigment der Makrogameten zu sein, da das Plasma, wie man an seinen Alveolen und dem Kern bemerkt, nur geringe Strömungen aufweist und die amoeboide Beweglichkeit des Körpers, wie die ganz geringen Gestaltsveränderungen zeigen, nur minimal sein kann. Andererseits sieht man manche der Pigmentkörner deutlich von hellen Höfen umgeben, die ich als Vacuolen deute.

Der Zellkern, der als helle, schwächer lichtbrechende, feiner oder gröber granulierte, glattrandige Blase aus dem dunklen, pigmentreichen Plasma beim Durchsuchen desselben auftaucht, liegt fast stets peripher (Fig. 32) und mißt bei Kugelgestalt 4—5 μ, kann sich aber sehr in die Länge strecken und dann 7—8 μ bei einer Breite von 1—2 μ erreichen. Er ist also größer als der Kern der erwachsenen Schizonten vor der Kernvermehrung (Maximalgröße 3 μ).

Diese zahlreichen Differenzen, die mehr oder weniger leicht schon den lebenden Makrogameten vom Schizonten unterscheiden lassen, werden noch vermehrt bei dem Vergleich fixierter und gefärbter Parasiten. Ausnahmslos tritt hier zu dem erwähnten Charakter, als besonders leicht erkennbar, die auffallende dunklere Färbung bei Anwendung der verschiedensten Tinktionen hervor (Methylenblau, Romanowskysche Färbung, Hämatoxylin usw.), wie ein Blick auf die Tafel XXIII, Fig. 100—103 lehrt. Die feinere Struktur des Plasmas ist alveolär, die Alveolenwände nehmen die Färbung stärker an als bei anderen Stadien des Parasiten. Auch der Zellkern weist seine leicht erkennbaren Eigentümlichkeiten auf. Er ist reich an Kernsaft, in den Knotenpunkten eines groben, farblosen und wenig färbbaren Netzwerks (Alveolarsystem) sind Chromatinbrocken in verschiedener Gestalt, in mehr oder weniger gleichmäßiger Verteilung suspendiert. Leichter als eine Beschreibung zeigen die Fig. 100—103 die Variationen der Kernstruktur, sowie die Größen- und Gestaltsdifferenzen der Kerne. Auch in den Präparaten liegt der Kern fast stets peripher. Die Summe aller der geschilderten Eigentümlichkeiten, die ebenso wie bei den Makrogameten der Coccidien als besondere Anpassungen und Vorbereitungen für die Geschlechtstätigkeit physiologisch erklärbar sind, dürfte die erwachsenen Makrogameten von Plasmodium vivax genügend charakterisieren, so daß sie jederzeit zu erkennen und von anderen Stadien zu unterscheiden sind.

b) Das Heranwachsen der Merozoiten zu Makrogameten.

Wie früher erwähnt, findet man unter den Merozoiten, die sich von den Restkörpern der Schizonten nach der Schizogonie abgelöst haben und frei im Blutplasma gefunden werden, keine Differenzen, welche auf eine Absonderung differenter Geschlechtsformen schon in diesem Stadium schließen lassen könnten. Es gab nun zwei Möglichkeiten zur Erklärung der Eigentümlichkeiten der Geschlechtsformen; entweder entstanden dieselben durch Umwandlung von Schizonten, die nicht zur Schizogonie gelangten, in erwachsenem Stadium oder Merozoiten entwickelten sich nach dem Eindringen in die Blutkörperchen different von den gewöhnlichen Schizonten schon vom Beginn ihres Wachstums an. Für die erste Vermutung fanden sich

keinerlei Anhaltspunkte, gegen dieselbe sprachen auch die Untersuchungen von Bastianelli und Bignami über die Entwicklung der Tropicagameten [99a]. Diese Forscher fanden in Übereinstimmung mit der zweiten Vermutung, daß die Entwicklung der Gameten im Knochenmark vor sich geht, und daß die letzteren schon von ihren kleinsten Stadien ab ihre charakteristischen Merkmale aufweisen. Für die zweite Vermutung sprachen auch die Befunde bei den Coccidien, bei welchen die Differenzierung der Gameten gleich nach dem Eindringen des Merozoiten in die Wirtszelle beginnt (cf. Schaudinn [1900, 1901]).

Bei einem Kinde, das seit vergangenem Sommer häufig an Tertianarecidiven litt, hatte ich mehrere Anfälle untersuchen können, es starb später an Miliartuberkulose. In seiner Milz fand ich alle Entwicklungsstadien der Geschlechtsformen ebenso vereinigt vor, wie Bastianelli und Bignami die der Tropicaparasiten im Knochenmark. Das letztere enthielt aber hier nur spärliche Parasiten, während die Milz überschwemmt war und ich im peripheren Blut überhaupt keine Stadien vorfand. Bald überzeugte ich mich aber, daß in bezug auf das Vorkommen der Entwicklungsstadien große Verschiedenheiten bei den einzelnen untersuchten Personen vorlagen. Während ich dieselben im peripheren Blute häufig ganz vermißte, waren sie in anderen Fällen reichlicher vorhanden als Schizonten (letzteres besonders bei Recidiven, die nur in einem oder zwei Anfällen bestanden, nach dem Anfall, was ja leicht erklärlich ist). Ich könnte viele Seiten nur mit der Schilderung der Verschiedenheiten der Befunde ausfüllen[1]). Die Entwicklung der Gameten zeigte aber stets dieselben Eigentümlichkeiten. Es sind dieselben, welche wir schon bei den erwachsenen Makrogameten kennen gelernt haben, nur sind sie, wie bei einem Kinde im Verhältnis zum Erwachsenen, schwächer ausgeprägt. Ich kann mir daher eine eingehende Schilderung ersparen und brauche nur auf die Fig. 30—32 der Tafel XXI und Fig. 94—100 der Tafel XXIII verweisen, welche verschiedene Wachstumsstadien der Makrogameten, von den kleinsten bis zu den erwachsenen darstellen.

Die jüngsten Stadien, welche in der Größe und Gestalt noch fast vollständig den freien und eben eingedrungenen Merozoiten gleichen, zeichnen sich vor den Schizonten gleicher Größe durch den Besitz von Pigment aus. Durch Verfolgung einer Neuinfektion von typischer Tertiana vom ersten Anfall ab, gelang es mir bei sehr reichem Parasitenbefund das erste Auftreten der Gameten zu beobachten und bei genauer Verfolgung des Blutbefundes das Alter der einzelnen Stadien ungefähr festzustellen. Die Differenzierung der Gameten begann nach dem 3. Anfall. Am deutlichsten waren die Größenverhältnisse der ihrem Alter nach bekannten Schizonten zu den als gleichaltrig festgestellten Gameten bei Doppelinfektion desselben Blutkörpers mit Schizonten und Gameten erkennbar; von diesen Doppelinfektionen, die bei großer Fülle der Parasiten im Blut nicht selten zu finden waren, habe ich einige Beispiele in Fig. 90 bis 93, Taf. XXII gezeichnet, zu deren Erläuterung ich auf die Tafelerklärung verweise. Das bekannte Alter der Schizonten ergab den Maßstab für die ungefähre Schätzung des Alters der Makrogameten und Mikrogametocyten. Hieraus ergibt sich für den einen genau studierten Fall eine Entwicklungsdauer, die mehr als doppelt so lange wie bei den Schizonten währte. In anderen Fällen schien sie mir noch langsamer vonstatten zu gehen. Dieses langsame Wachstum erklärt nicht nur die dichtere Anhäufung des Plasmas, die Fülle des Pigments und die anderen

---

[1]) Ich finde, daß das Verhältnis des Befundes der Untersuchung des peripheren Blutes (bezüglich Quantität und Qualität der Parasiten) zu den klinischen, von den Parasiten erzeugten Symptomen außerordentlich variabel ist. Dies liegt daran, daß bei dem einen Individuum aus unbekannten Gründen die Parasiten innere Organe, bei anderen das periphere Blut bevorzugen. Untersuchungen über diese Frage dürften sehr wertvolle Resultate ergeben.

Eigentümlichkeiten der Gameten, sondern sie steht auch in völliger Übereinstimmung mit den Verhältnissen, welche wir bei den Coccidien kennen (cf. Schaudinn, 1900).

Ebenso wie dort treten die Geschlechtsformen erst auf, wenn der Körper des Wirtstieres mit den Schizonten überschwemmt ist und zu reagieren anfängt, wobei die Vermutung naheliegt, daß diese Reaktion auch mit einer Gegenwirkung gegen den Einfluß der Parasiten verbunden ist. Bei Coccidium schubergi treten die Geschlechtsformen auf, wenn der Darm mit Schizonten überschwemmt ist, bei Plasmodium vivax sind ebenfalls Generationen von Schizonten in der Inkubationsperiode vorausgegangen und daher die Zahl der Parasiten so vermehrt, daß der Körper durch Fieber auf die Schädigungen reagierte. Um die Art zu erhalten, treten dort wie hier die langsamer wachsenden, aber widerstandsfähigeren und daher Gegeneinflüssen weniger ausgesetzten Geschlechtsformen auf, die ebenso wie bei den anderen Protozoen einen allmählichen Stillstand der ungeschlechtlichen Fortpflanzung einleiten[1]). So erklärt sich die Spontanheilung, die auch bei der Malaria häufig ist. In Übereinstimmung hiermit findet man beim Aufhören der Fieberanfälle (vorausgesetzt, daß kein Chinin gegeben wurde), stets zahlreiche Gameten in peripherem Blut oder in den hämotopoetischen Organen.

Indessen kehren wir von diesen allgemeineren Betrachtungen, die ich nach Mitteilung meiner weiteren speziellen Malariastudien später in einem allgemeinen Teil eingehender darzustellen hoffe, zu der unterbrochenen Schilderung der heranwachsenden Makrogameten zurück. Auf dem mitgeteilten Wege wurde gefunden, daß der winzige Parasit in Fig. 94 (oder Fig. 30, Taf. XXI) im Alter einem halberwachsenen Schizonten entspricht und wahrscheinlich 12—24 Stunden in dem roten Blutkörperchen sitzt. Ist bei den kleinsten Stadien nur das reichliche Pigment und der etwas vergrößerte und zuweilen bereits aufgelockerte Kern charakteristisch, so treten beim weiteren Wachstum (Fig. 31, 95) schon weitere Merkmale hinzu. Das Plasma wird dunkler im Leben und färbbarer im Präparat, der Kern größer und granuliert. Die lebhafte amoeboide Beweglichkeit und die Ernährungsvacuole der Schizonten fehlt vollständig. An Stelle von lebhaften Gestaltsveränderungen tritt die lebhafte Molekularbewegung des Pigments, dessen einzelne Elemente stets größer sind als bei den Schizonten. Fig. 95—97 stellen 24—48 Stunden alte Makrogameten dar. Der Kern hat sich immer mehr aufgelockert und zeigt bereits die Charaktere des erwachsenen Gameten. In der Zeit ihres verhältnismäßig lebhaftesten Wachstums (60—96 Stunden nach dem Eindringen in die Blutkörper) zeigen auch

[1]) Grassi (1901, S. 147), der die Frage nach der Gametenentwicklung auch eingehend diskutiert, bringt folgende Auseinandersetzungen, die im Hinblick auf meinen Gedankengang von Interesse sein dürften: „Wenn man die Literatur durchgesehen hat, möchte man fast annehmen, die Produktion der Gameten einer gewissen Immunität zuzuschreiben, welche der Organismus durch die wiederholten Fieberanfälle nach und nach gegen die Malariainfektion bewirkt, wenn nicht bewiesen wäre, daß die Gametenentwicklung schon nach den ersten Fieberanfällen anfängt, d. h. also zu einem Zeitpunkte, wo von Immunität noch gar nicht die Rede sein kann. Auf Grund der bis heute gesammelten Tatsachen scheint es mir wahrscheinlicher, daß die Produktion der Gameten entweder eine ererbte Erscheinung ist — gleich wie die Bildung des Geschlechts in den Metazoenembryonen — (dies scheint mir nach unseren Erfahrungen bei anderen Protozoen doch außer Zweifel [Schaudinn]) oder sie wird durch für diejenigen Individuen, welche Gameten werden, ungünstigere Lebensbedingungen bewirkt. Vielleicht kommen auch die beiden Ursachen in Betracht, wie einerseits durch das oben erwähnte Auftreten der Gameten nach den ersten Fieberanfällen, sowie andererseits durch die reichliche Bildung halbmondförmiger Gameten nach Verabreichung von kleinen Chinindosen oder von Ferrol, Zitronensaft usw. (Gualdi und Martirano) bewiesen wird.“ Auch ich halte die Fähigkeit der Gametenbildung selbstverständlich für eine vererbte Erscheinung, ebenso wie die ganze geschlechtliche Fortpflanzung, deshalb kann sehr wohl die Auslösung dieser Entwicklungsrichtung durch äußere Reize gelegentlich früher oder später bedingt werden, ja es können diese Reize sogar sehr verschiedener Art sein. Man vergleiche die neueren Resultate der Entwicklungsmechaniker (Loeb, Morgan, Driesch usw.).

die Makrogameten sehr träge amoeboide Gestaltsveränderungen, während die Schizonten in der entsprechenden Periode außerordentlich beweglich sind (Fig. 98—99). Nachdem das Blutkörperchen, welches den Gameten beherbergte, aufgezehrt ist, liegt er frei im Blutplasma, scheint aber hier auch noch weiter zu wachsen, wenigstens finde ich die durchschnittliche Größe der freien Formen bedeutender als die der größten endoglobulären.

Meine Beobachtungen über das Wachstum der Makrogameten von Plasmodium vivax stimmen gut überein mit den Befunden von Bastianelli und Bignami beim Tropicaparasiten, über die ich später ebenfalls selbst berichten werde. Ich finde in seltenen Fällen ebenso wie die Stadien der Schizogonie auch die Entwicklungsstadien der Halbmonde im peripheren Blut; sie sind also auch bei den Tropicaparasiten nicht ausnahmslos an das Knochenmark oder die Milz[1]) gebunden, wenn auch hier im allgemeinen die größere Vorliebe für diese Organe zuzugeben ist. Auch Grassi (1901, S. 147) kommt zu dem Resultat, daß „die Produktion der Gameten nicht die Folge der Entwicklung der Parasiten in bestimmten Organen ist, weil in diesen nämlichen Organen auch die eigentlichen Mononten (Schizonten) gleichzeitig reifen und sich teilen“.

c) Mikrogametocyten.

Die männlichen Geschlechtszellen, welche dazu bestimmt sind, die Mikrogameten für die Befruchtung der Makrogameten zu liefern, tragen als Stempel dieser Bestimmung während ihrer ganzen Entwicklung einen auffallend großen und chromatinreichen Kern mit sich. Dieser Charakter unterscheidet sie in erster Linie von den anderen Stadien der Parasiten. Hinzukommt die geringe Ausbildung der protoplasmatischen Teile der Zelle gegenüber dem Kern. Die weibliche Zelle, der Makrogamet, ist wie bei den meisten Geschlechtszellen der Lebewesen, der Träger der Nähr- und Bildungsstoffe für die Entwicklung der Jungen. Daher finden wir beim Malariaparasiten wie bei vielen anderen Zellen die Anhäufung und Verdichtung des Plasmas und infolgedessen die stärkere Färbbarkeit desselben. Der Mikrogamet besteht ebenso wie das Spermatozoon der höheren Lebewesen fast nur aus Kernsubstanzen. Daher speichert schon die Mutterzelle, der Mikrogametocyt, diese Substanzen in reicher Menge auf. Sie verwendet die Hauptmasse der aufgenommenen Nahrung zum Ausbau des Kerns, während das Plasma vernachlässigt wird. Dies dürfte die Ursache dafür sein, daß der ausgebildete Mikrogametocyt ein im Leben ganz blasses, schwach lichtbrechendes und grob vacuoläres Plasma aufweist, welches im Präparat mit keinem Farbstoff auch nur annähernd so intensiv tingiert werden kann wie das der Schizonten, geschweige denn der Makrogameten (Fig. 27, Taf. XXI, Fig. 111 bis 118, Taf. XXIII). Die Mikrogametocyten wachsen ebenso langsam heran wie die Makrogameten und treten auch stets gleichzeitig mit ihnen im Blute auf. Ich habe in keinem Präparat Mikrogametocyten ohne Makrogameten gefunden (wohl aber, wie wir sehen werden, das umgekehrte Verhalten, Makrogameten ohne Mikrogametocyten).

Die kleinsten Stadien sind durch eine besondere Eigentümlichkeit charakterisiert, die physiologisch besonders interessant ist. Bei der Untersuchung dieser Stadien mit dem Polarisationsapparat bemerkt man bei gekreuzten Nicols, schon ehe sich ein deutliches Pigmentkorn

[1]) Bei einer Sektion eines Kindes fand ich die Tropica-Gameten ebenso wie die der Tertiana fast ausschließlich in der Milz und ganz spärlich im Knochenmark. Sollten diese, den Befunden der beiden italienischen Forscher entgegengesetzten Resultate vielleicht damit zu erklären sein, daß bei Kindern mehr die Milz, bei Erwachsenen das Knochenmark als blutbildendes Organ funktioniert?

im Plasma zeigt, eine Doppelbrechung an den Grenzen des Kerns gegen das Protoplasma; sie wird bedingt durch das Auftreten kleinster Pigmentpartikel an der Oberfläche des Kerns. Noch während des weiteren Wachstums bleibt die Kerngrenze eine lange Zeit doppeltbrechend und wenn schon im Plasma grobe Pigmentstücke vorhanden sind, findet man hier stets kleinste Stückchen dicht zusammengedrängt vor. Ich halte diese Erscheinung für den Ausdruck des bevorzugten Wachstums der Kernsubstanzen gegenüber dem Plasma. Die Produkte der regressiven Metamorphose treten zuerst und am dichtesten in der Nähe der Stelle des regsten Stoffwechsels auf.

Die weitere Entwicklung der Mikrogametocyten ist aus Fig. 112—118, Taf. XXIII ersichtlich. Die Auflockerung des Kerns und seine Vergrößerung ist stärker und früher ausgeprägt wie bei den Makrogameten. Das Plasma bleibt stets blaß und grob vacuolär. Anfangs glaubte ich, daß die Pigmentstückchen hier stets noch größer werden, als bei den Makrogameten, indessen habe ich mich durch zahlreiche Messungen überzeugt, daß dies wohl in den meisten Fällen eine optische Täuschung ist. In dem ungefärbten Plasma treten die Stäbchen deutlicher hervor als in dem dunkeln der Makrogameten. Am leichtesten erkennt man die Täuschung bei Anwendung des Polarisationsapparates, wo in beiden Fällen der Untergrund ganz gleich schwarz ist und nur die Pigmentkörnchen hervorleuchten. Trotzdem gibt es Mikrogametocyten, in denen das Pigment eine außergewöhnliche Größe erreicht, dafür scheint dann aber die Zahl der Einzelstücke stets geringer zu sein. Es schien mir ferner, daß die Mikrogametocyten den Makrogameten in der Entwicklung etwas voraus wären. Eine Phase gesteigerter amoeboider Beweglichkeit wie bei den Makrogameten habe ich bei den Mikrogametocyten nicht entdecken können. Ihr Plasma scheint mir überhaupt noch weniger beweglich, wie das der Makrogameten. Hingegen ist das sog. „Schwärmen" des Pigments sehr lebhaft in allen Stadien, stärker als bei den Makrogametocyten, was sich wohl durch die grobvacuoläre Beschaffenheit des Plasmas erklärt, wenn man mit mir das Phänomen als Molekularbewegung ansieht.

Die Auflockerung des ursprünglich wie beim Merozoiten kompakten Karyosoms erfolgt in derselben Weise wie beim Makrogameten, auch die feinere Struktur des Kerns bei wachsenden Mikrogametocyten ist ähnlich, wir finden dasselbe grobalveoläre Gerüstwerk, in dessen Wänden die färbbare Substanz suspendiert ist. Nur ist beim Makrogameten alles feiner und kleiner. Die dort meist kugligen Chromatinklümpchen sind hier beim Mikrogametocyten dicker und plumper und oft zu kürzeren oder längeren Fäden, Balken oder Strängen zusammengelagert. Während der Kern beim wachsenden Mikrogametocyten gewöhnlich kuglig, oval oder ellipsoidal ist, hat er bei den erwachsenen, freien Formen oft spindel- oder bandförmige Gestalt, wie Fig. 27, Taf. XXI, und Fig. 117, 118, Taf. XXIII es zeigen. Hierbei erreicht die Länge desselben oft 10 μ bei einer Breite von 3—4 μ, also gut doppelte Größe des Makrogametenkerns. Die ausgebildeten Mikrogametocyten scheinen mir meist etwas kleiner zu bleiben als die Makrogameten; Ausnahmen gibt es aber auch von dieser Regel.

Nach dieser kurzen Schilderung dürfte es nicht schwer fallen, die Mikrogametocyten von Plasmodium vivax ebenso leicht wie die Makrogameten in allen Stadien von anderen Formen zu unterscheiden. — Die bisherige Darstellung der Geschlechtsformen bezieht sich auf ihre Entwicklung im Blut des Menschen. Ihre weiteren Schicksale im Magen der Mücke, die in den Vorbereitungen und der Ausführung des Geschlechtsaktes bestehen, werde ich in einem späteren Kapitel schildern. Hier muß uns aber noch die Frage beschäftigen, was geschieht mit den Geschlechtsformen im Blut des Menschen weiterhin, wenn sie nicht herauskommen?

Ich habe über diese Frage zahlreiche Untersuchungen angestellt, indem ich viele Blutproben nach dem Aufhören der Fieberanfälle bei Neuinfektionen (sowohl ohne wie mit Chininbehandlung) und bei Recidiven auf das Vorhandensein von Gameten und auf ihre Strukturveränderungen prüfte. Da man aber meist nur kleine Proben peripheren Blutes zur Verfügung hat, so muß man mit Schlüssen aus solchen Beobachtungen sehr vorsichtig sein. Beweisen läßt sich damit überhaupt nichts, da wir ja wissen, daß die Parasiten bald im peripheren Blut, bald in inneren Organen lokalisiert sein können. Derartige statistische Untersuchungen müssen sehr lange Zeit fortgesetzt werden, um verwertbares Material auch nur für Wahrscheinlichkeitsschlüsse zu ergeben.

Indem ich diesen Standpunkt einnehme, teile ich meine aus derartigen Untersuchungen gewonnenen persönlichen und nur subjektiven Ideen hier mit, um die Diskussion der ganzen Frage, die zurzeit in der Malariaforschung eine der wichtigsten sein dürfte, und damit weitere Untersuchungen anzuregen. Bezüglich der Mikrogametocyten habe ich die Überzeugung gewonnen, daß sie früher oder später im Blut zugrunde gehen. Über den Zeitpunkt läßt sich Sicheres nicht aussagen, da man den Parasiten, wenn sie frei im Blut sind, ihr Alter nicht mehr ansehen kann, es ist daher nicht wahrscheinlich, daß alle nach dem letzten Anfall gefundenen Mikrogametocyten ihre Entstehung der letzten Schizogonie verdanken, sie können schon von früheren Anfällen herrühren. Im allgemeinen finde ich aber 3—6 Wochen nach dem letzten Anfalle, wenn überhaupt Parasiten im peripheren Blute noch vorhanden sind, nur Makrogameten und konnte in zwei Fällen das allmähliche Abnehmen der Zahl der Mikrogametocyten gegenüber den Makrogameten vom 4. resp. 6. Tage nach dem Anfall feststellen. Auch fanden sich in diesen Fällen oft Stadien, welche deutliche Zeichen von Degeneration aufwiesen, wie Quellung und geringere Färbbarkeit des Kerns, oft ließ sich derselbe überhaupt nicht mehr nachweisen; endlich Stadien, die nur eine den Mikrogametocyten entsprechende Anhäufung von Pigment in einer zarten, gallertartigen Grundsubstanz darstellten. Die von Ziemann und anderen aufgefundenen sterilen Formen beziehen sich meines Erachtens zwar teilweise auf nicht genügend gefärbte, ausgebildete Geschlechtsformen, teilweise aber auch ohne Zweifel auf wirklich im Zerfall begriffene Geschlechtsformen, besonders Mikrogametocyten.

Ich gebe nun ein Beispiel eines Recidivverlaufs mit Bemerkungen über das Vorhandensein der Gameten in einem Falle, bei dem ich das Blut besonders genau und anhaltend daraufhin untersucht habe. Mein Dienstmädchen, das die Parasiten seit dem Sommer 1900 im Blut beherbergte, hatte während des Sommers 1901 drei vereinzelte Anfälle. Als sie zu mir kam, am 28. April, fand ich keine Parasiten im Blut, doch erstreckte sich meine Untersuchung nur auf 2 Präparate, was nicht genügt, um einen sicheren Befund zu geben. Der erste Anfall erfolgte mit großer Heftigkeit (40,3° Max.) am 3. Mai. Am Tage nach dem Anfall wenige junge Schizonten (es folgte kein zweiter Anfall am dritten Tage), viele junge und einzelne erwachsene ♀ Gameten, keine erwachsenen ♂ Gameten. Am 7. Mai ergab die Blutuntersuchung in jedem Präparat 20—30 ♂ und ♀ Formen, keine Schizonten. Dieser Befund blieb auch am 12. und 15. Mai, die Zahl der Gameten war am 12. spärlicher als am 15. Am 20. Mai fand ich in 5 Präparaten nur 12 Gameten, davon einen ♂. 25. Mai waren die ♀ Gameten zahlreicher, in jedem Präparat 6—10, kein ♂ wurde beobachtet. Am 29. Mai heftiger Anfall, typische Schizogonie, zahlreiche ♀ in allen Wachstumsstudien, ♂ zahlreicher nur im Jugendzustande, einzelne erwachsene ♂. Am 30. Mai spärliche Schizonten (es erfolgte kein Anfall am dritten Tage), im übrigen Befund wie beim 1. Anfall. Es begannen nun die Infektionsversuche mit den Anophelen, von denen einige in jeder Nacht im Zimmer des Mädchens freigelassen wurden. Am 1. Juni

zahlreiche ♂ und ♀ Gameten; 5. Juni ebenso; 8. Juni spärlicher, aber beide Arten. Am 15. Juni wenige ♀ Gameten, am 21. nur vereinzelte ♀ Gameten. Seit dem 18. Juni wurde keine Anophele mehr infiziert gefunden, was ungefähr mit dem Parasitenbefund im Blut übereinstimmt. Letzter Anfall am 12. Juli, wie die vorigen, auch Parasitenbefund ähnlich. Die künstlichen Infektionen der Mücken wurden wieder aufgenommen und waren nun wieder (bis auf eine gewisse Prozentzahl nicht infizierbarer Mücken) erfolgreich. Gleichzeitig begann die Chininkur, an drei Tagen der Woche (Montag, Dienstag, Mittwoch) wurde je 1 Gramm Chinin morgens gegeben, diese Kur wurde bis September durchgeführt. Sie begann am 15. Juli. An diesem Tage zeigte das Blut zahlreiche ♂ und ♀ Gameten, am 16. ebenso, am 17. spärlicher, am 19. ganz vereinzelte ♂ und ♀ Gameten, 20. keine Parasiten gefunden (trotzdem gelangen in der diesem Tage folgenden Nacht zwei Infektionen). Die Infektionen wurden nun eingestellt, ebenso die Blutuntersuchungen bis zum 12. August, an welchem Tage ich zu meiner Überraschung zwei gut erhaltene ♀ Gameten dicht nebeneinander in einem Präparat fand; 13. August keine gefunden, 18. August ebenso, 2. September ebenso, seither nicht mehr untersucht.

Während bei dieser Person die Parasiten auch während der Fieberintervalle meist im peripheren Blut zu finden waren, fehlten sie bei dem Kustos der zoologischen Station, Herrn Kossel, der ebenfalls 4 Recidive während des Sommers hatte, fast stets schon am Tage nach dem Anfall und waren auch während der Anfälle nur sehr spärlich vorhanden, obwohl das Fieber außerordentlich heftig war. Diese Person war also gar nicht für die Untersuchung der Frage nach dem Verhalten der Gameten zu gebrauchen.

Einer der Hauptgründe, warum ich die Mikrogametocyten für unfähig halte, sich lange Zeit im Blut des Menschen zu erhalten, liegt in der hohen Spezialisierung ihres Baues. Der Mikrogametocyt mit seinem großen Kern und wenig dichten Plasma ist so deutlich nur für den einen Beruf der Gametenbildung eingerichtet, daß es physiologisch schwer vorstellbar ist, wie er in diesem augenscheinlich sehr labilen Zustande lange verharren soll. Anders liegen die Verhältnisse bei den Makrogameten. Diese sind mit ihrem dichten, an Reservestoffen offenbar reich beladenen Protoplasma für ein längeres Leben bestimmt, was ja auch ihre weitere normale Lebensgeschichte im Darm der Mücke beweist. Wenn überhaupt in den Intervallen zwischen Recidiven Parasiten im peripheren Blut gefunden werden, so fehlen sie nie.

Ihre ganze Spezialisierung gegenüber den gewöhnlichen ungeschlechtlichen Formen, den Schizonten, besteht ja nur in einer besseren Ausrüstung aller ihrer Teile für ein längeres Leben und in größerer Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse. Wenn diese durch langen Aufenthalt im Blut oder durch andere Einflüsse geschwächt werden, können sie auf den Schizontenzustand zurücksinken. Dies wird bewiesen durch eine Untersuchung, die ich im folgenden in Kürze mitteilen will.

d) Rückbildung und Schizogonie der Makrogameten bei einem Recidiv.

Frau Kossel, die Gattin des Kustos an der zoologischen Station zu Rovigno, leidet nach ihren Angaben schon seit mehreren Jahren regelmäßig im Frühjahr und Sommer an vereinzelten Fieberanfällen. Als ich am 10. April hierher kam, war mir leider hiervon nichts bekannt geworden und ich hatte daher die Untersuchung des Blutes versäumt. Am 29. April und 1. Mai erfolgten plötzlich 2 heftige Tertianaanfälle, die ich untersuchen konnte; der Parasitenbefund war auf der Fieberhöhe am 1. Mai außerordentlich reich im peripheren Blut. Neben den Schizonten

fanden sich viele ♂ und ♀ Geschlechtsformen, also ein typisches Tertianarecidiv. Frau K. erzählte mir, daß sie das Herannahen der Fieberanfälle immer genau vorher wüßte; sie führte dieselben auf plötzliche Überanstrengung und starke Erhitzung des Körpers zurück. Während sie gewöhnlich in ihrer eigenen Wohnung nur für ihre Familie wirtschaftet und kocht, hat sie die Aufgabe, während der Zeit, in welcher die Arbeitsplätze der Station besetzt sind, in der Küche der Station, die im Erdgeschoß liegt (während sich ihre Wohnung im 2. Stock befindet), für das Kasino der Anstalt zu kochen und nebenbei ihre eigene Familie zu versorgen. Sie behauptete nun, daß sie sich bei dem plötzlichen Wechsel des Aufenthalts und bei der vermehrten Arbeit anfangs sehr stark erhitze, dann alle Fenster aufreiße und regelmäßig bei Beginn ihrer neuen Tätigkeit ein bis zwei Fieberanfälle habe; auch bei ihrem letzten Anfall am 1. Mai sei dies die Ursache gewesen.

Ich behielt nun das Blut unter regelmäßiger Kontrolle. Die Gameten waren während des Mai, bald in stärkerer, bald in geringerer Menge, stets nachzuweisen. Die Frau war wieder, da niemand in der Station arbeitete, in ihrem gewöhnlichen Wirkungskreis in ihrer Familie. Ende Mai kamen aber Besucher, es gab daher schon am 25. unten in der Küche viel zu tun. Ich beobachtete Frau K. und traf sie oft sehr erhitzt, sie klagte auch, daß sie wohl bald wieder Fieber haben würde, sie spüre das Herannahen. Wie sie das merke, konnte ich leider nicht genauer feststellen. Es wäre ein so dumpfes, schweres Gefühl in allen Gliedern, auch klagte sie über häufige Kopfschmerzen. Die Blutuntersuchung ergab am 25. Mai mittags 12 Uhr keine wesentliche Abweichung von dem üblichen Befunde. Nur waren die Parasiten etwas zahlreicher als vorher, was aber auch sonst zu schwanken pflegte. In jedem Präparat waren 10—20 Makrogameten und vereinzelte Mikrogametocyten. Ich begann nun auch regelmäßige Temperaturmessungen, fand aber an diesem Tage nur normale Temperatur (12 Uhr 37°, 4 Uhr p. m. 37,45°, 8 Uhr p. m. 36,80°). Am 26. morgens fand ich einige merkwürdige Stadien der Makrogameten, die wie Teilungsstadien aussahen und merkwürdige Kernveränderungen (Temp. 7 Uhr a. m. 36,70°). Es wurde nun alle 2 Stunden untersucht und folgende Temperaturen beobachtet:

10 Uhr		a. m.	37,80°
12 „	15 Min.	p. m.	38,40°
2 „		„ „	37,50°
5 „	15 „	„ „	37,40°
9 „	15 „	„ „	37,00°

Während dieser Zeit wurden die im folgenden zu beschreibenden Stadien der Makrogametenveränderung gefunden. Um 12 Uhr 15 Min. und 2 Uhr am reichlichsten, später spärlich. Abends waren außer einzelnen unveränderten Geschlechtsformen nur jüngste endoglobuläre Schizonten zu entdecken.

Am 27. V. wurde zweimal untersucht:

7 Uhr früh — Temperatur 36,80°. Nur junge endoglobuläre Schizonten wurden gefunden.
8 Uhr abends — Temperatur 37,00°. Nur halberwachsene Schizonten in spärlicher Anzahl.

Am 28. V. kam der eigentliche Fieberanfall zum Ausbruch, der als typischer Tertianaanfall verlief.

Temperaturen:	7 Uhr		früh	37,6°
	10 „		a. m.	39,00°
	12 „	15 Min.	p. „	39,85°
	1 „	15 „	„ „	40,75°
	2 „	15 „	„ „	40,40°
	3 „	30 „	„ „	39,10°
	5 „	15 „	„ „	39,00°
	7 „		„ „	37,80°
	9 „	15 „	„ „	37,45°
Am 29. V.	7 „		früh	36,4°

Der Parasitenbefund wich nicht von einem gewöhnlichen Fieberanfall ab. Am 29. V. morgens zeigte es sich, daß die meisten Merozoiten Gameten wurden. In Übereinstimmung mit dieser Erscheinung blieb auch der nächste Anfall aus, also dasselbe Verhalten wie bei den Recidiven meines Dienstmädchens (cf. vorher). Ich gebe nun eine Schilderung der Parasiten, die ich im Blute der Frau K. am 26. V. von 7 Uhr früh bis 9 Uhr 15 Min. abends fand, indem ich alle gefundenen Stadien zu einer Entwicklungsreihe kombiniere, die in Fig. 103—110 der Tafel XXIII wiedergegeben ist. Außer normalen typischen Makrogameten (Fig. 103), die in geringer Anzahl in allen Präparaten immer wieder gefunden wurden, zeigten einzelne Veränderungen ihres Zellkerns. Fig. 104 zeigt ein solches abweichendes Stadium. Das Chromatin hat sich in der einen Hälfte des bohnenförmig gestalteten Kerns verdichtet und in gröberen, stark färbbaren Brocken und Strängen angesammelt, während die andere, anscheinend etwas größere Hälfte, diffuser gefärbt ist und weniger und kleinere Chromatinbrocken enthält.

Fig. 105 stellt einen Makrogameten dar, der deutlich zwei differente Kerne erkennen läßt. Der eine derselben ist mit dicken Chromatinklumpen erfüllt und erinnert an einen Schizontenkern vor der Kernvermehrung (vgl. Taf. XXII, Fig. 61—63), er ist stark färbbar und kleiner als der andere, welcher nur wenig, ganz locker verteiltes Chromatin enthält, und daher nur ganz blaß gefärbt wurde. Ich glaube zu der Vermutung berechtigt zu sein, daß dieses Stadium aus dem vorigen durch Abscheidung der chromatinreichen Kernhälfte entstanden ist.

Fig. 106. Zweikerniger Makrogamet, der blasse Kern entspricht demselben Gebilde in Fig. 105. Der chromatinreiche Kern befindet sich im Stadium der Äquatorialplatte, also in Vorbereitung zur Kernvermehrung.

Fig. 107. Ein Makrogamet, der durch eine Einschnürung in zwei ungleiche Portionen abgeteilt ist. Die linke enthält einen stark vergrößerten, ganz blaß färbbaren Kern und dicht gehäuftes Pigment, die rechte 4 typische Schizontenkerne im Stadium der Kernteilung.

Fig. 108. Trotz fehlender äußerer Abschnürung erkennt man deutlich an der Färbung des Plasmas und Lagerung des Pigments eine Sonderung des Makrogametenleibes in zwei Abschnitte. Der noch stärker gequollene blasse Kern liegt in einem dunkler gefärbten, pigmentreichen Abschnitt, während der gröber alveoläre, pigmentarme Teil 7 Kerne in Teilungsstadien aufweist.

Fig. 109 ist ähnlich, nur ist hier wieder auch äußerlich eine Einschnürung der Zelle zu bemerken, die Vermehrungsstadien der Kerne sind zahlreicher.

Fig. 110 stellt ein typisches Stadium der Schizogonie dar, dem ein großer, im Zerfall begriffener Restkörper anhaftet, der seine Herkunft von einem ähnlichen Gebilde, wie es die linke Hälfte der Fig. 109 darstellt, noch deutlich erkennen läßt.

Diese nackte Darstellung der Befunde läßt meines Erachtens keine andere Deutung zu, als daß der Makrogamet unter unvollständiger Abschnürung eines dem Zugrundegehen geweihten Teiles seines Kerns und Protoplasmas sich durch Schizogonie vermehrt. Seine Abkömmlinge entwickeln sich zu typischen Schizonten, die sich weiter vermehren. So entstand bei Frau K. der typische Fieberanfall.

Näher auf diese ganze Frage werde ich nach Mitteilung meiner Befunde in einem ähnlichen Fall beim Tropicaparasiten (Fall 1, Michel di Leme) eingehen, hier sei nur erwähnt, daß die Veränderungen der ♀ Halbmonde in einem ähnlichen Prodromalstadium des Fieberanfalls ganz den hier geschilderten des Plasmodium vivax entsprechen, nur mit dem Unterschiede, daß es dort zuweilen wirklich zur vollständigen Abschnürung der zugrunde gehenden Teile bald nach der Kernteilung kommt.

Erwähnt sei noch, daß ich nach Entdeckung dieser Veränderungen der Makrogameten, auch in Präparaten von anderen Fällen nicht selten einzelne Stadien wie die hier geschilderten fand.

Ich komme auf Grund aller bisherigen Befunde zu der Überzeugung, daß die Recidive nach langen Intervallen ihre Entstehung der Langlebigkeit der Makrogameten und ihrer Fähigkeit, sich wieder zu Schizonten zurückzubilden, verdanken.

Ich kann hier vorläufig nicht auf die umfangreiche Literatur über die Recidivfrage eingehen. Soll die Mitteilung über meine Befunde doch nur zu weiteren Untersuchungen auf dem von mir betretenen Wege anregen. Ich verweise daher auf die bekannten Monographien (Mannaberg, Lühe, Ruge, Celli, Grassi). Erwähnt sei hier nur die Hypothese Grassis, der die Resultate meiner Untersuchungen nicht sehr fern stehen. Grassi meint, „die Makrospore (Makrogamet), sowie vielleicht auch die Mikrospore (Mikrogametocyt) können sich durch Parthenogenesis vermehren, und zwar durch jene Modalitäten, die als Teilung und Knospung, welche untereinander so große Ähnlichkeit zeigen, bezeichnet werden“. Verf. giebt eine Anzahl von Argumenten, die zugunsten seiner Hypothese sprechen, an, wie die von Feletti, Mannaberg, Ziemann beobachtete Zweikernigkeit und Einschnürung bei den Tropica-Halbmonden[1]). Die Tertianaknospung, die er erwähnt, halte ich aber ebenso, wie er es in einer Anmerkung vermutet, für eine Reduktionsteilung (cf. den Abschnitt über die Befruchtung). Ferner führt Grassi noch eine ganze Anzahl von analogen Vorgängen bei anderen Protozoen an, wie die Fortpflanzung von Adelea[2]) (Siedlecki), Trichosphaerium (Schaudinn) und Volvox.

Wenn man will, kann man die Schizogonie der Makrogameten von Plasmodium auch als Parthenogenesis auffassen[3]), man könnte dann die Abstoßung eines Teiles des Kerns mit der Richtungskörperbildung bei der Parthenogenese der Metazoeneier vergleichen (cf. den Abschnitt über die Befruchtung). Ich persönlich halte die Anwendung von Bezeichnungen, die bei den vielzelligen Metazoen eine bestimmte und meist andere Bedeutung haben, bei den einzelligen Protozoen vorläufig eher für verwirrend als nutzbringend.

---

[1]) Die allerdings auch nach meinen Befunden eine Vorbereitung zur Fortpflanzung ist.

[2]) cf. hierzu meine neueren Untersuchungen bei Cyclospora (1902), welche doch gegen Giards und Grassis Auffassung der männlichen und weiblichen Schizonten (Schaudinn) als parthenogenetische Generationen sprechen.

[3]) Jedenfalls eher, als die ungeschlechtliche Vermehrung der differenten Schizonten von Adelea und Cyclospora.

4. Die Tätigkeit der Geschlechtsformen im Darm von Anopheles claviger.

Die Mikrogametenbildung und einige Stadien der Ookinetenentwicklung von Plasmodium vivax sind, soweit ich die Literatur kenne, bisher nur von Bastianelli und Bignami studiert. Doch sind die Untersuchungen dieser Autoren, wie mir aus ihrer Mitteilung hervorzugehen scheint, nur an konservierten Präparaten gewonnen und weisen daher manche Lücken auf. Die Kopulation selbst ist noch nicht beobachtet worden, obwohl sie am lebenden Objekt ebenso leicht wie bei den Coccidien zu verfolgen ist.

Bekanntlich kann man die Ausbildung von Mikrogameten auch außerhalb des Darms von Anopheles in Blut, das mit Kochsalzlösung verdünnt ist oder auch ohne weitere Vorkehrungen im gewöhnlichen Präparat verfolgen, doch scheinen hierbei, wie auch Bastianelli und Bignami vermuten, die Vorgänge nicht ganz normal zu verlaufen. Da es nun ebenso bequem ist, das von Anopheles gesogene Blut zu untersuchen, habe ich ausschließlich diese Methode angewandt. 10, 20, 30 Minuten bis 1 Stunde nach dem Aufsaugen findet man die ersten Stadien der Mikrogametenbildung und die Befruchtung. Die Ookineten kann man aber noch 2 bis 12 Stunden später im Darm finden. Zur Verdünnung des Darmblutes benutzte ich ausschließlich Körperflüssigkeit von Anopheles. Die Untersuchung erfolgte in der feuchten Kammer im hängenden Tropfen bei Zimmertemperatur, 20—24°.

a) Die Mikrogametenbildung.

Der lebende, reife Mikrogametocyt, ausgezeichnet durch sein hyalines Plasma, seinen großen, meist spindelförmigen oder ovalen Zellkern (mit gröberen, stärker lichtbrechenden Granulationen) und grob stäbchenförmiges, lebhaft tanzendes Pigment (Fig. 27, Taf. XXI) liegt unbeweglich da. Plötzlich kontrahiert er sich stark, das Pigment strudelt von der Peripherie zum Zentrum und wieder zurück, wogt durcheinander und bringt den vom Kern eingenommenen hellen Raum in einem Moment zum Verschwinden. Wenige Augenblicke danach schnellen ruckweise aus einzelnen Stellen der Oberfläche flachere oder gewölbtere hyaline Buckel hervor, ziehen sich wieder zurück, um an anderer Stelle länger hervorzutreten, einzelne Pigmentkörnchen werden hierbei mitgerissen und auch hier und da aus dem Körper herausgeworfen. Diese zuckenden Bewegungen halten einige Sekunden an, bis plötzlich an einer Stelle oder auch an mehreren zugleich lange hyaline Fäden, anfangs wie eingestülpte dünne Handschuhfinger, dann mehr wie Foraminiferenpseudopodien ausgestreckt werden, oft blitzschnell und schon während ihres Austretens in zitternder und zuckender Bewegung, oft langsamer und dann in eleganten Windungen sich schlängelnd (Fig. 28, Taf. XXI). Hierbei kontrahiert der Körper des Mikrogametocyten sich stark, so daß er kaum die Hälfte seines früheren Durchmessers besitzt. Das Pigment hört auf zu strudeln und wird zu größeren Klumpen zusammengeschoben. Die peitschenden Mikrogameten, die solche Kraft besitzen, daß sie zuweilen die ganze Umgebung von Blutkörperchen reinfegen, reißen sich los und stürmen unter schlängelnder Bewegung (Fig. 29) nach allen Richtungen fort. Hat man das Blut nicht sehr verdünnt, so kann man die Gestalt der einzelnen Mikrogameten besser erkennen, namentlich wenn sie an irgendein Hindernis geraten und Momente ruhig liegen. Es zeigt sich dann, daß sie nicht glatte Konturen haben, sondern hier und da Varicositäten aufweisen, die während der Bildung aus dem Mikrogametocyten, wie die Plasmaknötchen an einem Reticulosen-Pseudopodium an dem Faden entlang gleiten. Ihre Länge schwankt zwischen 20 und 25 μ. Der Durchmesser an den knotenförmigen Verdickungen kann 1 μ erreichen, zwischen denselben ist er meist außerordentlich dünn.

Die Zahl der ausgestoßenen Mikrogameten betrug meist 6, in drei Fällen 8, häufig nur 4 oder 5. Nicht alle lösen sich gleichzeitig los, 2—3 können schon fortgeschwärmt sein, wenn die anderen erst gebildet werden. Es gibt hierbei viele Variationen.

Der zurückgelassene Restkörper erhält sich noch lange im Blut, zerfällt aber dann allmählich.

Am gefärbten Präparat kann man die Kernverhältnisse ohne Schwierigkeit nachtragen.

Der große, spindelförmige Kern des Mikrogametocyten läßt häufig die Anlagen der zukünftigen Mikrogameten schon erkennen. In Fig. 118 zeigt der Kern 8 dunkler färbbare, stärker glänzende Kugeln oder ovale Körper, zwischen denselben befindet sich feinkörniges Chromatin in strangförmiger Anordnung. Bei Hämatoxylinfärbung nehmen meist nur die großen ovalen Körper den Farbstoff an und treten dann besonders deutlich hervor. Auch bei Osmiumbehandlung sind sie stark glänzend, während sie bei der Heidenhainschen Methode eine mattstahlgraue Färbung erhalten. Andeutungen derselben habe ich zuweilen schon in jüngeren Stadien der Mikrogametocyten beobachtet (Fig. 117). Ich halte sie für Karyosome (Plastin und Chromatin) und vermute, daß sie in ähnlicher Weise entstehen wie die Tochterkaryosome bei der Mikrogametenbildung von Coccidium lacazei (cf. Schaudinn und Siedlecki [97] und Schaudinn, 1900).

Da ich stets 8 dieser Gebilde finde, die Zahl der Mikrogameten aber oft unter dieser Zahl bleibt, ist der Schluß gerechtfertigt, daß nicht immer alle Mikrogametenanlagen zur Ausbildung kommen. Beim Beginne der Mikrogametenbildung (Moment der Kontraktion und des Eindringens des Pigmentes in den Kernraum eines lebenden Objektes) wird der Kern gesprengt, die 8 Karyosome und die kleinen Chromatinkörnchen finden sich zwischen dem Pigment zerstreut (Fig. 118). Die Karyosome rücken dann an die Oberfläche, umgeben von kleinen, körnigen Chromatin-Inseln (Fig. 120) und wölben sich mit wenig Protoplasma als Buckel hervor. Schließlich strecken sie sich in die Länge, wobei die Chromatinkörnchen in eine Reihe gelagert werden, das Karyosom bleibt bis zuletzt an der Oberfläche des Mikrogametocyten (Fig. 121) in Gestalt eines meist birnförmigen Körpers und löst sich erst mit dem ganzen Mikrogameten ab. Bei den freien Mikrogameten liegt es gewöhnlich in der Mitte (Fig. 122), als ovaler, oder bisweilen lang stabförmiger, auch perlschnurartig gegliederter Körper. Die im Leben sichtbaren Varicositäten des Mikrogameten stellen nach der Färbung größere Chromatinbrocken und das Karyosom dar. Besondere Bewegungsorgane wie Geißeln, undulierende Membranen besitzen die Mikrogameten nicht, sie bewegen sich wie die Mikrogameten von Benedenia (Siedlecki) durch schlängelnde Bewegungen ihres Körpers. Die ganze Art der Mikrogametenbildung stimmt überhaupt in vorzüglicher Weise mit den Resultaten überein, welche Siedlecki und ich bei den Coccidien gefunden haben. Näheres hierüber werde ich nach Mitteilung meiner anderen Haemosporidien-Untersuchungen ausführen.

Auch Bastianelli und Bignami schildern in kurzer Beschreibung die Kernteilung als eine multiple, wie bei den Coccidien. Die Deutung ihrer Befunde stimmt mit der meinigen gut überein.

b) Die Reifung der Makrogameten und die Befruchtung.

Der erwachsene, lebende Makrogamet zeigt seinen kugligen, ovalen oder bandförmigen Kern stets sehr deutlich an der Peripherie der Zelle als helle, pigmentfreie, feingranulierte Blase. Auch der Makrogamet kontrahiert sich im Darm der Mücke zu einer Kugel, das Pigment wird dichter zusammengeschoben und verliert seine Beweglichkeit. Nur einzelne

Stäbchen führen hier und da noch wackelnde Bewegungen aus. Bald nach dem Aufsaugen des Blutes (10—20 Minuten) wölbt der Kern einen buckelartigen Höcker über die Oberfläche der Zelle hervor, der sich im Zeitraum von 5—10 Minuten als kleines Klümpchen ganz abschnürt (Fig. 33, Taf. XXI). Im Moment seiner Abschnürung bemerkt man einen kleinen Ruck, der kleine Teil des Kerns wird eine kurze Strecke fortgeschleudert und sieht in demselben Augenblick höckerig, wie geschrumpft aus, während er, solange er als Knospe mit dem Kern in Verbindung war, pralle, glatte Konturen aufwies. Bisweilen zerbröckelt er bei diesem Vorgang in 2—3 kleinere Teilchen (Fig. 34, Taf. XXI). Der Kern des Makrogameten zieht sich während der Abschnürung der Knospe etwas von der Oberfläche zurück, bleibt aber durch eine helle, pigmentfreie Zone mit derselben verbunden. Mir schien er jetzt weniger deutlich konturiert zu sein als vorher (Fig. 34, Taf. XXI).

Auch im gefärbten Präparat findet man Stadien, die diesem Vorgang entsprechen dürften. Im Kern der ausgewachsenen Makrogameten habe ich Bildungen, die den Karyosomen der Mikrogametocyten entsprechen, bei Hämatoxylinfärbung auch wahrzunehmen geglaubt. Doch sind die Gebilde hier viel kleiner und undeutlicher; ich kann daher nichts Sicheres über ihre Zahl aussagen. Fig. 123 und 124 Taf. XXIII zeigen 2 Stadien, welche den Fig. 33 und 34 der Tafel XXI entsprechen dürften. Ich fasse diese Ausstoßung eines Teiles der Kernsubstanz ebenso wie die ähnlichen Vorgänge bei den Coccidien als Reduktionserscheinung auf. Am meisten stimmt die hier geschilderte Art mit der Reduktion des Kerns bei Adelea ovata (cf. Schaudinn und Siedlecki [97] und Siedlecki [99]) überein. Auch Bastianelli und Bignami ([99] 1900, S. 151) vermuten eine Reduktion der Kernsubstanz, deuten aber als solche das Austreten einzelner Chromatinkörnchen aus dem Kern in das Protoplasma; das habe ich nie gefunden. Am gefärbten Präparat erscheint allerdings der Kern nach der Reduktion ebenso wie am lebenden Objekt undeutlicher begrenzt, chromatinärmer und weitmaschiger strukturiert (Fig. 124, Taf. XXIII). Da ist es wohl möglich, daß manchmal Chromatinkörnchen über seine Peripherie hinausragen.

Kehren wir nun zum lebenden Makrogameten zurück. Die Befruchtung habe ich wiederholt beobachtet; es macht dies keine Schwierigkeit, wenn man zur Infektion des Anopheles nur Blut verwendet, welches zahlreiche Gameten enthält, so daß man möglichst in jedem Gesichtsfelde einen findet. Ich benutzte dazu das Blut meines Dienstmädchens einige Tage nach dem II. Recidiv und konnte in demselben Präparat den ganzen Vorgang viermal hintereinander vollständig beobachten. Die Befruchtung fiel in die Zeit 20 Minuten bis 2 Stunden nach dem Stich.

Ob die ausgestoßene Kernsubstanz auch hier, wie es bei den Coccidien wahrscheinlich ist, zur Anlockung der im Blut zerstreuten Mikrogameten dient, habe ich nicht wie dort prüfen können, vermute es aber, weil ich bei allen von Mikrogameten umschwärmten Mikrogameten den Reduktionsvorgang schon beendet fand, während andere, die keine Makrogameten in der Umgebung zeigten, noch ihren großen, peripher gelegenen Kern aufwiesen. Der Makrogamet streckt dem Mikrogameten an der hellen Stelle, welche die Oberfläche mit dem Kern verbindet, einen Plasmabuckel nach Art eines Empfängnishügels entgegen (Tafel XXI, Fig. 35), der, sobald ein Mikrogamet dort kleben bleibt, blitzartig mit dem letzteren in das Plasma eingezogen wird, so daß etwa nur noch die Hälfte des Mikrogameten außerhalb bleibt und schlängelnde Bewegungen ausführt, um dann allmählich auch im Makrogameten zu verschwinden.

In dem Augenblick des Eintritts des Mikrogameten beginnt im Makrogameten eine wilde Plasmaströmung, die wirbelartig das Pigment umherwirft, sie hält einige Minuten an. Mir schien es, als wenn sich hierbei der Makrogamet auch etwas kontrahierte. Die aus-

gesperrten Mikrogameten bohren noch eine Zeitlang an der Oberfläche der Makrogameten umher, werden dann aber ziemlich plötzlich ruhig und rollen sich zu einem Knäuel zusammen; zweimal konnte ich beobachten, daß dieses dadurch bedingt war, daß der Makrogamet an der Stelle des Eintritts eine hyaline, sehr schwach lichtbrechende Substanz absonderte, welche die Mikrogameten verklebte.

Nachdem Ruhe im Makrogameten eingetreten ist, ca. 10 Minuten nach Eintritt des Mikrogameten, bemerkt man, daß der ♀ Kern das Zentrum der Zelle einnimmt und daß sich ihm der ♂ als halbkuglige, stärker lichtbrechende Kalotte aufgelagert hat. Gleichzeitig streckt der Makrogamet langsam einen hyalinen Fortsatz aus (Fig. 36, Taf. XXI), in den allmählich immer mehr Plasma, dann auch bei beschleunigter Bewegung das Pigment nachstrudelt, bis schließlich die beiden Kerne folgen und der fertige, wurmförmige Ookinet unter langsam gleitender Bewegung und Gallertabscheidung am Hinterende das Konglomerat der verklebten Mikrogameten verläßt (Fig. 36 und 37, Taf. XXI). Häufig verliert der Ookinet mit der Gallerte am Hinterende auch eine Anzahl Pigmentkörnchen (Fig. 37 und 38). Die Fähigkeit der Gallertabscheidung im Moment der Befruchtung als Abwehrmittel gegen die Mikrogameten dürfte homolog sein der Abscheidung der (anfangs doch offenbar auch noch weichen) Cystenhülle bei den Coccidien. Als ich bei meinem Vergleich der Coccidien- und Haemosporidienentwicklung [99] das Ookinetenstadium der Haemosporidien als Anpassung an den Wirtswechsel deutete, war mir diese Homologie noch nicht bekannt. Sie macht meine Deutung noch plausibeler. Die Cystenhülle der Coccidien bildet den Schutz für die weitere Entwicklung der Copula, die Gallertabscheidung des Ookineten, die in demselben Moment auftritt wie die Cystenhülle, vermittelt die Locomotion und befördert somit auch die weitere Entwicklung der Copula.

Außer der Gleitbewegung, die genau so wie bei den Sporozoiten und Merozoiten erfolgt, was bei den Ookineten leichter zu sehen ist, finden wir auch dieselben Gestaltsveränderungen, welche wir schon von den Sichelkeimen kennen, Krümmungen (Fig. 39) und peristaltische Kontraktionen (Fig. 40). Durch Kombination dieser drei Bewegungsmodi ist der Ookinet befähigt, in das Epithel des Darmkanals leicht einzudringen. Bei seinen Wanderungen im Darminhalt sieht man ihn mit nicht unbedeutender Schnelligkeit zwischen den Blutkörperchen durchdringen, auch das Eindringen in isolierte Epithelzellen kann man leicht beobachten. Während seiner Wanderungen strudelt das Pigment häufig durch den ganzen Körper des Ookineten, besonders bei den peristaltischen Bewegungen läuft es wie ein Strom von hinten nach vorne und zurück. Bei der Gleitbewegung hingegen findet es sich fast stets dichter gedrängt am Hinterende. Die vordere Hälfte, namentlich aber die Spitze des Ookineten, zeichnet sich durch größere Beweglichkeit aus. Die Spitze besonders sieht man oft seitliche Bewegungen ausführen, die an ein Tasten erinnern.

Im vorderen Teil des wandernden Ookineten findet sich fast regelmäßig eine große, helle Flüssigkeitsvacuole, oft dicht vor dem Synkaryon (Fig. 35—40). Der ♂ und ♀ Kern werden anfangs bei den Bewegungen der Ookineten zuweilen voneinander getrennt, lagern sich aber immer wieder aneinander. Den männlichen habe ich ohne Ausnahme bei der Bewegung hinter dem weiblichen gefunden. 5—8 Stunden nach dem Stich findet man die Kerne gewöhnlich schon verschmolzen, man erkennt nur einen gleichmäßig hellen Kern. Es schien mir auch, als wenn die Ookineten etwas an Größe abgenommen hätten. Die Länge der gestreckten Ookineten schwankt zwischen 18 und 24 μ, bei einer größten Breite von 3—5 μ. Alle hier geschilderten Vorgänge, die Befruchtung der Ookinetenbildung, stimmen vorzüglich mit den ausgezeichneten Beobachtungen überein, welche schon McCallum, der Entdecker der geschlecht-

lichen Fortpflanzung der Haemosporidien, an Halteridium gemacht hat. Auf genauere Vergleiche mit anderen Formen kann ich erst nach Mitteilung meiner anderen Haemosporidienstudien eingehen. Ich verschiebe daher auch eine Besprechung der spärlichen Literatur über diesen Gegenstand auf später.

Die konservierten Präparate zeigen nicht viel mehr als das lebende Objekt, nur die Kernverhältnisse sind deutlicher. Fig. 125—133 entsprechen den nach dem Leben geschilderten Vorgängen und bedürfen keiner ausführlichen Erläuterungen. Da der Mikrogamet im Makrogameten zu einem dicken, dunkel färbbaren Konglomerat zusammengeballt wird (Fig. 126), vermag ich über das Schicksal des Karyosoms leider nichts auszusagen. In späteren Stadien, nach Verschmelzung der Kerne, ist es auch nicht aufzufinden (Fig. 130—133). Besonders deutlich tritt die feinmaschige Struktur des ♀ Kerns gegenüber dem kompakten ♂ Kernklumpen in Fig. 128 hervor, weil sich hier das Synkaryon gerade über die helle Flüssigkeitsvacuole im vorderen Teil des Ookineten gelagert hatte. In Fig. 129 sind die beiden Kerne, wahrscheinlich infolge peristaltischer Kontraktion und darauf folgende plötzliche Ausdehnung des Ookineten voneinander getrennt.

In Fig. 130—133 sind die Kerne verschmolzen. Interessant ist besonders Fig. 130, hier ist der Kern langgestreckt spindelförmig, die Kernstruktur ist längsmaschig. Es erinnert das Bild an die eigentümliche Kopulationsspindel, welche wir bei allen näher untersuchten Coccidien kennen gelernt haben. Ältere Ookineten, Fig. 131—133, zeigen schon Andeutungen von Konzentration des Chromatins. Die Struktur des Plasmas der Ookineten ist in den von Pigment freien Teilen stets sehr deutlich alveolär.

Über die Einwanderung des Ookineten in die Tunica elastico-muscularis des Mückendarms, sein Heranwachsen zur Oocyste und die Ausbildung der Sporozoiten hatte ich auch eigene Untersuchungen beim Tertianparasiten angestellt und dieselben bereits aufgezeichnet, als die zweite Auflage von Grassis Malaria-Monographie erschien. Während ich mich mit den Ausführungen Grassis in der ersten Auflage seines Werkes nicht in allen Punkten einverstanden erklären konnte, stimmen seine neuesten Befunde und ihre Deutungen so vollständig mit meinen Beobachtungen überein, daß ich diesen ganzen Abschnitt über die Sporogonie streichen konnte und dafür nur diese Erklärung hierher setze. Ich verweise also nur auf S. 154—169 der Grassischen Arbeit. Das wenige, was ich hinzufügen könnte und die kleinen Differenzen meiner Resultate von den seinigen besonders bezüglich der Oocystenhülle und der Unterschiede der drei Parasitenarten, werde ich in der Publikation über den Tropicaparasiten mitteilen.

Rovigno, den 25. Dezember 1901.

Literatur.

Bignami, A. [98], Die Tropenfieber und die Sommer- und Herbstfieber der gemäßigten Klimata, in: Zentralbl. f. Bakt. usw., vol. 24, 1899, Nr. 18/19, p. 650—660.

Bignami, A. et G. Bastianelli [99a], Sulla struttura dei parassiti malarici e in specie dei gamete dei parassiti estivo-autunnali, in: Atti Soc. per gli studi della malaria, vol. 1, 1899. Auch deutsch in: Unters. zur Naturlehre usw. begr. von Moleschott, vol. 17, 1900, p. 147, Taf. 1 u. 2.

Bignami, A. et G. Bastianelli [99 b], Sullo sviluppo dei parassite della terzana nell' Anopheles claviger, in: Ibid., vol. 1, 1899 und deutsch in: Unters. zur Naturlehre usw., vol. 17, p. 147, Taf. 5.
Binz [69], Über Einwirkung des Chinins auf Protoplasmabewegung, in: Arch. mikr. Anat., vol. 3, 1869.
— [91], Über Chinin und die Malaria-Amoebe, in: Berliner Klin. Wochenschr. 1891, Nr. 43.
Blanchard, R. (1900), Instructions à l'usage des médecins, des naturalistes et des voyageurs usw., in: Bull. Ac. Méd. Paris, ser. 3, vol. 44, p. 6—58, Juli 1900.
Bütschli, O. [80], Protozoa in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, vol. 1880.
— [92], Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig (Engelmann), 1892.
Celli, A. [99], 1. Jahresbericht (1898) erstattet in der ersten Sitzung der italienischen Gesellschaft zur Erforschung der Malaria, in: Zentralbl. f. Bakt. usw., vol. 25, 1899, p. 887. — 2. Jahresbericht: Ibid., vol. 27, 1900, p. 395.
— (1900 a), Die Malaria nach den neuesten Forschungen; übersetzt v. F. Kerschbaumer. Wien (Urban und Schwarzenberg), 1900. (2. italienische Auflage, Rom 1900.)
— (1900 b), Über Immunität gegen Malariainfektion, in: Zentralbl. f. Bakt. usw., vol. 27, 1900, Nr. 3, p. 107—110.
— (1900 c), Beitrag zur Erkenntnis der Malariaepidemiologie vom neuesten ätiologischen Standpunkte. Ibid., vol. 28, 1900, p. 530.
— (1901), Nochmals über Immunität gegen Malariainfektion. Ibid., vol. 29, Nr. 7, 1901. (Auch italienisch, in: Annal. d'igiene sperimentale, vol. 11, fasc. 1.)
Celli, A. u. Gasperini, G. (1901), Paludismus ohne Malaria, in: Zentralbl. f. Bakt., vol. 30, Nr. 14, p. 523, 1901.
Christy, C. (1900), Mosquitoes and Malaria: a summary of knowledge on the subject up to date etc., London und Bombay 1900.
Danilewsky [89], La parasitologie comparée du sang. Kharkoff 1889.
— [90], Développement des parasites malariques dans les leucocytes des oiseaux, in: Ann. Inst. Pasteur, 1890, p. 427.
— [91], Über Polimitus malariae, in: Zentralbl. Bakt., 1891, Nr. 12.
Delage, Y. et Hérouard [96], Traité de zoologie concrète. Tome I. La Cellule et les Protozoaires. Paris (Schleicher) 1896.
Doflein, F. (1901), Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. Jena (Gustav Fischer), 1901.
Gautier, E. [96], Über den Parasit Laveran nach Beobachtungen von Malariafällen im Kaukasus. Moskau 1896 [russisch, zitiert nach Lühe (1900), p. 23].
— [98], Malariastudien im Kaukasus, in: Zeitschr. f. Hyg. und Infektionskrankh., vol. 28, p. 439—478. Taf. 5 bis 10. 1898.
Gerhardt [84], Über Intermittensimpfungen, in: Arch. klin. Med., vol. 7, 1884.
Golgi, C. [89], Sul ciclo evolutivo dei parassiti malarici nella febbre terzana, in: Arch. p. l. scienze med., vol. 13, 1889.
— [96], Sulle febbri intermittenti malariche a lunghi intervalle, in: Ibid., vol. 14, 1890.
— [92], Über die Wirkung des Chinins auf die Malariaparasiten usw., in: Deutsche med. Wochenschr., 1892, Nr. 29—32
Grassi, B. [98], Rapporti tra la malaria e peculiari insetti, in: Rend. Acc. Lincei, cl. sc. fis. mat. nat., vol. 7, ser. 5, fasc. 7. September 1899. (Dasselbe II. Auflage, in: Policlinico, vol. 5—7, 1898 Oktober.)
— [99], Le recenti scoperti sulla malaria esposte in forma popolare, in: Rivista di scienze biologiche, fasc. 7. (Juli 1899).
— [99], Studi di un zoologo sulla malaria, in: Atti R. Accad. dei Lincei. Mem. Cl. sc. fis. ecc., ser. 5, vol. 3. Anno CCXCVI. 1900. (Hierin auch die zahlreichen Titel der vorläufigen Mitteilungen von Grassi und seiner Schule.)
— (1901), Die Malaria, Studien eines Zoologen. Jena (Gustav Fischer) 1901. (II. vermehrte und in das Deutsche übersetzte Auflage des vorigen Werkes.) Eine II. italienische Auflage desselben erschien am 5. Oktober 1901.
Grassi, B. e Dionisi, A. [98], Il ciclo evolutivo degli emosporidi, in: Rend. R. Accad. dei Lincei. Roma. ser. 5, vol. 7, 1898, 2. Jan. p. 308—313.
Grassi, B., Bastianelli, G. e Bignami, A. [98], Coltivazione delle semilune malariche dell' uomo nell' Anopheles claviger Fabr.; Ibid., p. 313—314, 1898.
— [99], Ulteriori ricerche sul ciclo evolutivo dei parassiti malarici umani nel corpo del Zanzarone. Ibid., vol. 8, 1899, 1. sem.

Grassi, B., Bastianelli, G. e Bignami, A. [99a], Ciclo evolutivo delle semilune nell' Anopheles claviger ed altri studi sulla malaria etc., in: Atti Soc. per gli studi della malaria, vol. 1, 1899. (Auch deutsch in: Unters. zur Naturlehre, herausg. von Moleschott, vol. 17, 1900, p. 127, Taf. 3 u. 4.)

Hagenmüller, P. [99], Bibliotheca sporozoologica. Marseille 1899.

Hertwig, R. [98], Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni, in: Verh. Bayer. Acad. Wiss., 2. Kl., vol. 19, Abt. 3, 1898.

Kerschbaumer, F. (1901), Malaria, ihr Wesen, ihre Entstehung und ihre Verhütung. Wien (Braumüller), 1901.

Koch, R. [98a], Ärztliche Beobachtungen in den Tropen, in: Verhandl. Deutsche Kolonial-Ges., Abt. Berlin-Charlottenburg, 1897/98, Heft 7, p. 280—317.

— [98b], Reiseberichte über Rinderpest, Bubonenpest in Indien und Afrika, Tsetse und Surrakrankheit usw. Berlin (Julius Springer), 1898.

— [99a], Ergebnisse der wissenschaftlichen Expedition des Geh. Med.-Rat Koch nach Italien zur Erforschung der Malaria. (Vom kaiserl. Gesundheitsamt zur Verfügung gestellt.) In: Deutsche med. Wochenschr. 1899, Nr. 5, p. 69—70.

— [99b], Über die Entwicklung der Malariaparasiten, in: Z. f. Hyg. u. Infektionskr., vol. 32, 1899, Heft 1, p. 1—24, Taf. I—IV.

— [99c], Erster Bericht über die Tätigkeit der Malariaexpedition, in: Deutsche med. Wochenschr., 1899, Nr. 37, p. 601—604.

— (1900a), Zweiter Bericht über die Tätigkeit der Malariaexpedition. Aufenthalt in Niederländisch-Indien vom 21. Sept. bis 12. Dez. 1899.) Ibid. 1900, Nr. 5, p. 88—90.

— (1900b), Dritter bis fünfter Bericht über die Malariaexpedition. Ibid. 1900, Nr. 17, 18, 25 u. 34.

Koch, M. u. Coenen, H. (1901), Fortschritte der Malariaforschung in Italien, in: Berliner klin. Wochenschr. 1901, Nr. 10 u. 12.

Kossel, H. [99], Über einen malariaähnlichen Blutparasiten beim Affen, in: Z. f. Hyg. u. Infektionskrankh., vol. 32, 1899, Heft 1, p. 25—32, Taf. V.

Kupelwieser, P. (1901), Bericht über die Maßnahmen des Prof. R. Koch zur Austilgung der Malaria auf den Brionischen Inseln an den Herrn Sektionschef Dr. R. v. Kusy. Wien (Selbstverlag), 1901.

Labbé, A. [94], Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des vertébrés, in: Arch. zool. expérim., ser. 3, vol. 2, 1894.

— [99], Sporozoa, in: Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. Berlin (Friedländer & Sohn). Lief. 5, 1899.

Lang, A. (1901), Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Auflage, vol. 1, Protozoa, bearb. von A. Lang. Jena (Gustav Fischer), 1901.

Laveran, A. [80], Note sur un nouveau parasite trouvé dans le sang de plusieurs malades atteints de fièvre palustre, in: C. R. Ac. Sci., Paris, vol. 93, 1880, p. 627.

— [99a], Les Hématozoaires endoglobulaires (Haemocytozoa), in: Cinquantenaire d. l. Soc. Biol. Paris 1899 (27. Okt.), p. 124—133.

— [99b], Paludisme et moustiques, in: Janus., 4. Année, Livr. 3. Mars—Avril 1899.

Laveran, A. et Mesnil, F. (1900a), De la longue conservation à la glacière des trypanosomes du rat et de l'agglomeration de ces parasites, in: C. R. Soc. Biol. Paris, vol. 52, 1900, Nr. 29, p. 816—819.

— (1900b), Sur l'agglutination des trypanosomes du rat par divers serums. Ibid., Nr. 34, p. 939—942.

— (1901), Recherches morphologiques et expérimentales sur les trypanosomes des rats (Tr. Lewisi Kent), in: Ann. Inst. Pasteur, vol. 15, 1901 (25. Sept.).

Libbertz, A. [99], Über Blutparasiten und ihre Übertragung durch blutsaugende Insekten, in: Ber. Senckenberg, naturf. Ges. Frankfurt 1899, p. 105—118, Taf. 1-6.

Lo Monaco, D. e Panichi, L. [99], L'azione dei farmaci antiperiodici sul parasita della malaria, in: Rend. dell' Accad. dei Lincei, Roma, ser. 5, vol. 8, 1899, p. 348—353. (Auch deutsch in: Untersuchungen zur Naturlehre, begründet von Moleschott, vol. 17, p. 22 u. 96, 1900.)

Lühe, M. (1900), Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung; Jena (Gustav Fischer), 1900. (Erweiterter Abdruck aus: Zentralbl. f. Bakter. usw., vol. 27 u. 28, 1900.)

— (1901a), Referat über Neveu-Lemaire (1900), in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 29, Nr. 17, p. 706, 1901.

— (1901b), Referat über Grassi (1900). Ibid., vol. 30, Nr. 3, 1901, p. 124.

— (1901c), Referat über Lang (1900). Ibid., vol. 30, Nr. 3, 1901, p. 121.

Mac Callum, W. G. [97a], On the flagellated form of the malarial parasite, in: The Lancet, 1897, II, p. 1240.

Mac Callum, W. G. [97b], On the haematozoan of birds, in: Journ. exper. Med. Baltimore, vol. 3, 1899.
Mannaberg, J. [93], Die Malaria-Parasiten auf Grund eigener und fremder Beobachtungen dargestellt. Wien (Holder), 1893.
— [99], Die Malaria-Krankheiten, in: Nothnagel, Spez. Pathologie u. Therapie, vol. 2, Teil II. Wien (Holder), 1899.
Mansen, P. [97], A method of staining the malaria flagellated organism, in: Brit. med. Journ., 1897, vol. 2, p. 60—70.
Maurer, G. (1900), Die Tüpfelung der Wirtszelle des Tertiana-Parasiten, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 28, Nr. 1, 1900, p. 114, I. Taf.
— (1901), Die Malariaparasiten, in: Münch. med. Wochenschr., 1901, Nr. 9.
Mesnil, F. [99], Coccidies et Paludisme, in: Rev. génér. d. Sciences, X. ann., 1899, Nr. 6—7, p. 213—224, 275—285.
— (1900), Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires, in: Cinquantenaire d. l. Soc. d. Biol. Paris 1900, 29. Okt.
Metschnikoff, E. [97], Sur le stade flagellé des Coccidies, in: C. R. Soc. biol. Paris (10), vol. 4, 1897, p. 593—594.
Michaelis, L. (1901), Das Methylenblau und seine Zersetzungsprodukte, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 29, Nr. 19, p. 763, 1901.
Neveu-Lemaire, M. (1901), Les hématozoaires du paludisme. Paris (Baillière et fils), 1901, 144 p., 3 Taf.
Nocht [98], Zur Färbung der Malaria-Parasiten, in: Zentralbl. f. Bakter., I. Abt., vol. 24, 1898, p. 839—854. (Nachtrag im Bd. 25, 1899, p. 17 u. 764—769.)
Nuttal, G. H. F. [99], Die Moskito-Malariatheorie, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 25, 1899, Nr. 5—10, p. 161—170, 209—217, 245—247, 285—296, 337—346.
— (99—1900), Neuere Forschungen über die Rolle der Moskitos bei der Verbreitung der Malaria. Ibid. Nr. 24 bis 25, p. 877—881, vol. 26, 1899, p. 140—147, vol. 27, 1900, Nr. 5—9, p. 193—196, 218—225, 260—264, 328—340.
Panse, O. (1901), Chromatinfärbung, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 30, Nr. 21, 1901, p. 804.
Plehn, A. [90], Ätiologische und klinische Malaria-Studien. Berlin (Hirschwald), 1890.
Plehn, F. (1901), Weiteres über Malaria, Immunität und Latenzperiode. Jena (Gustav Fischer), 1901.
Reuter, K. (1901), Über den färbenden Bestandteil der Romanowsky-Nochtschen Malariaplasmodienfärbung, seine Reindarstellung und praktische Verwendung, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 30, Nr. 6, p. 248, 1901.
Romanowsky (1891), Zur Frage der Parasitologie und Therapie bei Malaria. St. Petersburg 1891.
Roß, R. [97], On some peculiar pigmented cells found in two mosquitos fed on malarial blood, in: Brit. med. Journ. 1897, vol. 2, p. 1776—1788.
— [98a], Further observations on the transformation of crescents, in: Indian med. Gazette, Calcutta, vol. 33, 1898, Nr. 1.
— [98b], Report on a preliminary investigation into malaria in the Sigur Ghat Ootacamund. Ibid., vol. 33, 1898, p. 133—136, 170—175.
— [98c], Report on the cultivation of Proteosoma Labbé in grey mosquitos. Calcutta 1898, 21 p., 9 Taf.
Ruge, R. (1900a), Zur Diagnosefärbung der Malaria-Parasiten, in: Deutsche med. Wochenschr., 1900, Nr. 28.
— (1900b), Ein Beitrag zur Chromatinfärbung der Malaria-Parasiten, in: Ztschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., vol. 33, 1900, Heft 2.
— (1901a), Untersuchungen über das deutsche Proteosoma, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 29, Nr. 5, 1901, p. 187.
— (1901b), Einführung in das Studium der Malariakrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Technik. Jena (Gustav Fischer), 1901.
Sacharoff, N. [93], Recherches sur les hématozoaires des oiseaux, in: Ann. Inst. Pasteur, vol. 7, 1893, p. 801 bis 811, Taf. 15.
— [95], Über die selbständige Bewegung der Chromosomen bei Malaria-Parasiten, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 18, 1895, p. 374—380, Taf. 3.
Schaudinn, F. [94a], Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Zentralbl., vol. 14, 1894.
— [94b], Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber, in: Sitzber. Preuß. Acad. der Wiss., 1894, p. 1029—1036.
— [95a], Über Plastogamie bei Foraminifera, in: S.-B. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1895, Nr. 5.
— [95b], Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. Ibid. 1895, Nr. 6, p. 130—141.
— [99a], Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn., in: Abh. Acad. Berlin, 1899, Anhang, p. 1—92, Taf. 1—6.

Schaudinn, F. [99b], Über den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung, in: Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1899.
— (99c), Der Generationswechsel der Coccidien und Haemosporidien, eine Zusammenfassung der neueren Forschungsergebnisse, in: Zool. Zentralbl., vol. 6, 1899.
— (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 13, 1900.
— (1901), Malaria-Wandtafel mit erläuterndem Text, in: Leuckart-Chun, Zoolog. Wandtaf. (1. Ser., Taf. 102), Cassel (Th. G. Fischer & Co.), 1901.
— (1902), Studien über krankheitserregende Protozoen, I. Cyclospora caryolytica. Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs, in: Arb. a. d. Reichsgesundheitsamt, vol. 18, Heft 3, 1902, p. 378—416, Taf. 13 u. 14.
Schaudinn, F. u. Siedlecki, M. [97], Beiträge zur Kenntnis der Coccidien, in: Verh. Deutsch- Zoolog. Ges., 1897, p. 192—203.
Schewiakoff, W. [88], Über die karyokinetische Kernteilung bei Euglypha alveolata, in: Morph. Jahrb., vol. 13, 1888, p. 193—288, Taf. 6—7.
— [94], Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen, in: Z. wiss. Zool., vol. 58, p. 192—203.
Schüffner, W. [98], Beitrag zur Kenntnis der Malaria, in: Deutsch. Arch. f. klin. Med., vol. 64, 1898.
Wasielewski v. [96], Sporozoenkunde. Jena (Gustav Fischer), 1896.
— (1901), Über die Verbreitung und künstliche Übertragung der Vogelmalaria, in: Arch. f. Hygiene, 1901, p. 68—84.
Ziegler, E. (1901), Allgemeine Pathologie (Lehrb. der Pathologie, vol. 1), X. Auflage. Jena (Gustav Fischer), 1901.
Ziemann, H. [96], Über Blutparasiten bei heimischer und tropischer Malaria, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 20, 1896, Nr. 18/19, p. 653.
— [97], Zur Morphologie der Malaria-Parasiten, in: Zentralbl. f. Bakter., vol. 21, 1897, Nr. 17/18.
— [98a], Über Malaria- und andere Blutparasiten, nebst Anhang: Eine wirksame Methode der Chromatin- und Blutfärbung. Jena (Gustav Fischer), 1898.
— [98b), Kurze Bemerkungen über die Theorie der Malaria-Übertragung durch Moskitos und ihrer Geißelkörper bei Blutkörperparasiten, in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg., vol. 2, Heft 6, p. 345, 1898.
— (1900a), Über die Beziehungen der Moskitos zu den Malaria-Parasiten in Kamerun, in: Deutsche med. Wochenschr., 1900, Nr. 25.
— (1900b), Zweiter Bericht über Malaria und Moskitos an der afrikanischen Westküste, in: Ibid., 1900, Nr. 47/48.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf Entwicklungsstadien des Tertiana-Parasiten des Menschen, Plasmodium vivax (Grassi und Feletti). Mit Ausnahme einzelner, schnell beweglicher Stadien der Tafel IV, die aus freier Hand skizziert werden mußten, wurden alle Figuren mit Hilfe des Abbéschen Zeichenprismas entworfen.

Als Lichtquelle diente außer dem Tageslicht Auerlicht, Acetylen- und (für die stärksten Vergrößerungen) Zirkonlicht. Es wurde ein Teil der Figuren mit einem Mikroskop von Seibert mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 8, 12, 18 gewonnen. Für die meisten wurde ein Mikroskop von Zeiß mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 2, 4, 6, 8, 18 benutzt.

Tafel XXI.

Alle Figuren sind nach dem lebenden Objekt entworfen. — Fig. 1 Vergr. ca. $^{2250}/_{1}$, Fig. 2—12 Vergr. ca. $^{1800}/_{1}$, alle übrigen Fig. Vergr. ca. $^{2000}/_{1}$.

Fig. 1. Ein Sporozoit, der aus der Cyste ausgetreten ist, während der Gleitbewegung. Die nach unten gerichteten Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung der abströmenden Gallerte, der nach oben gerichtete die des Sporozoiten an.

Fig. 2—12. Sporozoiten in verschiedenen Phasen der Gestaltsveränderung, 3—8 Krümmungsbewegungen, 9—10 peristaltische Kontraktionen, 11—12 korkzieherartige Kontraktionen.

Fig. 13. Aufschwemmung von Sporozoiten in verdünntem (durch Serum) Menschenblut. Die Sporozoiten in den verschiedensten Stadien der Bewegung, zwei sind im Begriff, in die Blutkörperchen (gelb) einzudringen.

Fig 14. Aufschwemmung von Sporozoiten in verdünntem Rattenblut nach 18 stündigem Verweilen in der feuchten Kammer im Thermostaten. Die Sporozoiten sind körnig zerfallen und zu Bündeln agglutiniert.

Fig. 15*a*—15*h*. Eindringen eines Sporozoiten in ein rotes Blutkörperchen und Umwandlung desselben in ein den jungen Schizonten ähnliches, amoeboides Stadium.

Fig. 16. Junger Schizont, ca. 6 Stunden nach der Schizogonie; Beginn der Pigmentbildung.

Fig. 17. Schizont, ca. 12 Stunden nach der Schizogonie.

Fig. 18. Schizont auf der Höhe seiner vegetativen Tätigkeit, lebhafte amoeboide und Pigmentbewegung, ca. 24—28 Stunden nach der Schizogonie.

Fig. 19*a*—19*b*. Zwei aufeinander folgende Stadien der ersten Kernteilung des erwachsenen Schizonten zur Schizogonie.

Fig. 20. Schizont in Vorbereitung zur Schizogonie. Im Plasma 7 Kerne, von denen 3 im Hautelstadium sich befinden.

Fig. 21. Schizogonie; Auswanderung der Merozoiten.

Fig. 22*a*—22*b*. Zwei Phasen der Gestaltsveränderungen eines freien Merozoiten.

Fig. 23*a*—23*f*. Sechs aufeinander folgende Stadien der Gestaltsveränderung und Gleitbewegung eines Merozoiten. Die dunkle, scharfkantige Masse, an welcher der Keim in Fig. 23*a*—*d* dicht anliegt, von der er sich aber in Fig. 23*e*—*f* entfernt hat, ist ein kleiner Fremdkörper, eine Verunreinigung im Präparat unbekannter Natur.

Fig. 24*a*—24*f*. Eindringen eines Merozoiten in ein rotes Blutkörperchen.

Fig. 25. Jüngstes erkennbares Stadium eines Mikrogametocyten. Erkennbar durch die im polarisierten Licht doppelt brechende Kernmembran. Die Doppelbrechung wird durch Auflagerung feinster Pigmentkörnchen bedingt.

Fig. 26. Größerer Mikrogametocyt.

Fig. 27. Ausgebildeter, freier Mikrogametocyt.

Fig. 28. Mikrogametenbildung im Blut aus dem Darm des Anopheles.

Fig. 29. Mikrogamet während seiner schlängelnden Bewegung.

Fig. 30. Jüngstes Stadium eines Makrogameten.

Fig. 31. Größerer Makrogamet.

Fig. 32. Ausgebildeter, freier Makrogamet.

Fig. 33. Reduktionsknospung des Kerns bei der Reifung des Makrogameten im Blut aus dem Darm des Anopheles.

Fig. 34. Der abgeschnürte Reduktionskörper ist in zwei Brocken zerfallen, der reduzierte Kern rückt von der Oberfläche der Zelle in die Mitte.

Fig. 35. Befruchtung des Makrogameten durch einen Mikrogameten.

Fig. 36. Bildung des Ookineten; der Befruchtungspol wird bei der Bildung des beweglichen Fortsatzes zum Hinterende; hier wird im Moment des Eindringens des bevorzugten Mikrogameten Gallerte abgeschieden, welche die ausgesperrten Mikrogameten verklebt.

Fig. 37. Abrücken des Ookineten von dem Mikrogameten-Konglomerat, durch Gleitbewegung unter reichlicher Abscheidung von Gallerte am Hinterende. Kerne noch nicht verschmolzen.

Fig. 38. Ookinet während der Gleitbewegung; er verliert am Hinterende Pigment. Kerne noch nicht verschmolzen.

Fig. 39. Krümmungsbewegung eines Ookineten. Synkaryon fertig, langgestreckt spindelförmig.

Fig. 40. Peristaltische Kontraktionen eines Ookineten.

Tafel XXII.

Alle Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, die in verschiedener Weise (meist feucht mit heißem Sublimat-Alkohol) fixiert und zunächst nach Romanowsky-Nocht gefärbt, nach der ersten Untersuchung aber zum zweiten Mal mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Grenachers Hämatoxylin und in anderer Weise gefärbt waren (cf. den Abschnitt über die Untersuchungsmethoden). Die Kernbilder wurden so nach der Romanowsky-Nochtschen Färbung gezeichnet, dann nach anderen Färbungen kontrolliert und die feineren Plasmastrukturen nach der Heidenhainschen Färbung eingetragen. Die feinere Verteilung des Pigments wurde mit Hilfe des

Polarisationsapparates unter Benutzung des Zeichenprismas auf schwarzem Papier mit weißer (Tusche) Feder skizziert und die Bilder in der natürlichen Farbe des Pigments in die Zeichnungen eingetragen. — Vergr. ca. $^{2250}/_{1}$, Fig. 80 stärker (ca. $^{4000}/_{1}$).

Fig. 41. Sporozoit aus einer Cyste von dem Darm der Anopheles.

Fig. 42—44. Sporozoiten aus Speicheldrüsen der Anopheles in verschiedenen Bewegungsstadien fixiert (Fig. 43, 44 nur mit Eisenhämatoxylin gefärbt).

Fig. 45—80. Entwicklung des Schizonten von dem Eindringen in das Blutkörperchen bis zur vollendeten Schizogonie, während der 48 Stunden zwischen zwei Fieberanfällen.

Fig. 45. Jüngstes Stadium des Schizonten, kurze Zeit nach dem Eindringen des Merozoiten.

Fig. 46. Dasselbe, Schizont etwas größer.

Fig. 47—48. Zwei etwas ältere Schizonten in verschiedener Gestalt (etwa 2—4 Stunden nach der Schizogonie). Ernährungsvacuole schon ausgebildet.

Fig. 49—52. Acht bis zwölf Stunden alte Schizonten. Fig. 51 Kern mit doppeltem Kernkörper.

Fig. 52. Drei Pigmentkörnchen sind zu erkennen.

Fig. 53. Vierfache Infektion eines Blutkörpers, der dadurch stark gebläht und entfärbt ist.

Fig. 54—57. 14—24 Stunden alte Schizonten.

Fig. 54. Sogenannter mittlerer Tertianring.

Fig. 55*a* und *b* stellt dasselbe Präparat bei richtiger und bei zu starker Färbung nach Romanowsky-Nocht dar.

Fig. 56 und 57. Sogenannte große Tertianringe.

Fig. 58—64. 24—36 Stunden alte Schizonten. Stärkste amoeboide Beweglichkeit charakterisiert diese Wachstumsperiode, daher die bizarren Formen der Parasiten. Auflockerung der Kernsubstanz.

Fig. 65—79. 36—48 Stunden alte Schizonten.

Fig. 65. Verschmelzung des feinkörnigen Chromatin zu einer Äquatorialplatte im Kern; die amoeboide Bewegung hat fast ganz aufgehört.

Fig. 66. Äquatorialplatte ausgebildet.

Fig. 67. Teilung in die Tochterplatten.

Fig. 68. Auseinanderrücken der Tochterplatten, die unregelmäßige Gestalt annehmen.

Fig. 69—76. Weitere Kernvermehrung zur Schizogonie.

Fig. 72*a* und *b*, sowie 75*a* und *b* demonstrieren die Täuschungen, welche bei zu starker Färbung nach Romanowsky-Nocht bewirkt werden (cf. Text).

Fig. 76—77. Beginn der Schizogonie.

Fig. 78. Vollendete Schizogonie.

Fig. 79. Auswanderung der Merozoiten.

Fig. 80*a*—*e*. Verschiedene Formen von freien Merozoiten; stärkste Vergrößerung, Eisenhämatoxylin zur Demonstration ihres feineren Baues.

Fig. 81—89. Morphologische Veränderungen verschiedener Entwicklungsstadien der Tertiana-Parasiten (alle an denselben mit Doppeltertiana behaftete Kranken) bei Chinineinwirkung. Das Blut wurde auf der Höhe des Anfalls (39,4°) entnommen, nachdem der Kranke $2^1/_2$ Stunde vorher $1^1/_2$ Gramm Chinin genommen hatte.

Fig. 81 entspricht etwa Fig. 46; 82, Fig. 49; 83, Fig. 54; 84—85, Fig. 59—60; 86, Fig. 67; 87, Fig. 78 des normalen Entwicklungsganges. Fig. 88 ist ein halberwachsener Mikrogametocyt, 89 ein halberwachsener Makrogamet.

Fig. 90—93. Doppelinfektionen mit Schizonten und den Geschlechtsformen. Alle stammen von einem Kranken mit einfacher Tertiana zwischen dem 3. und 5. Anfall.

Fig. 90. 24 Stunden nach dem 3. Anfall. Gleichalteriger Mikrogametocyt (links) und Schizont.

Fig. 91. 4 Stunden vor dem 4. Anfall. Gleichalteriger Makrogamet (links) und Schizont (rechts) in Kernteilung.

Fig. 92. 6 Stunden nach dem 4. Anfall. Links halberwachsener Makrogamet von der Muttergeneration des Schizonten rechts.

Fig. 93. Höhe des 5. Anfalls (41,2°). Links beinahe erwachsener Mikrogametocyt von der Muttergeneration des in Schizogonie begriffenen Schizonten rechts.

Tafel XXIII.

Die bei der Anfertigung der Zeichnungen angewandten Methoden waren dieselben wie bei Taf. XXII (cf. die Erklärung der Tafel). Vergr. durchschnittlich ca. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 94—103. Entwicklung des Makrogameten.

Fig. 104—110. Rückbildung und Schizogonie des Makrogameten 48 Stunden vor einem Recidiv nach ca. $3^1/_2$ Monaten.

Fig. 104. Differenzierung des Zellkerns in eine größere schwächer färbbare und eine kleinere stärker färbbare Partie.

Fig. 105. Die stärker färbbare Partie wird abgetrennt und wird zum Teilungskern für die Schizogonie (Fig. 106), während der blassere Kern schwillt, immer mehr abblaßt (Fig. 106—110) und vielleicht mit einem beträchtlichen Teil des Plasmas zugrunde geht, ohne sich an der Schizogonie zu beteiligen.

Fig. 111—118. Entwicklung des Mikrogametocyten.

Alle übrigen Figuren dieser Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, die 1—12 Stunden nach dem Aufsaugen von parasitenreichem Blut durch Anophelen aus dem Mageninhalt derselben angefertigt wurden.

Fig. 119. Stadium der multiplen Kernvermehrung des Mikrogametocyten zur Mikrogametenbildung.

Fig. 120. Die einzelnen Karyosome mit Chromatinbrocken begeben sich zur Bildung der Mikrogameten an die Oberfläche.

Fig. 121. Mikrogametenbildung.

Fig. 122. Freier Mikrogamet.

Fig. 123. Abschnürung eines Reduktionskörpers von dem Kern des Makrogameten.

Fig. 124. Etwas späteres Stadium desselben Vorganges.

Fig. 125. Befruchtung des Makrogameten durch einen Mikrogameten.

Fig. 126. Der Ookinet im Begriff die ausgesperrten Mikrogametenreste zu verlassen.

Fig. 127. Ein ähnliches Stadium, Ookinet schon weiter entwickelt.

Fig. 128—133. Ookineten mit verschiedener Ausbildung des Synkaryon, während der Wanderung im Darminhalt der Mücke.

Die Malaria in dem Dorfe „St. Michele di Leme" in Istrien und ein Versuch zu ihrer Bekämpfung.

Das kleine istrische Dorf „St. Michele di Leme" diente mir während meiner dreijährigen Malariastudien in Istrien als Hauptlieferstation für die morphologischen Arbeiten über Malariaparasiten, deren erster, den Tertianparasiten behandelnder Teil bereits im Jahre 1902[1]) erschienen ist. Seit dieser Zeit haben meine Anschauungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Angehörigen des Genus Plasmodium durch andersartige Studien, besonders über Flagellaten des Blutes [Trypanosoma und Spirochaete[2])] so bedeutende Umwandlungen erfahren, daß ich zur Zeit noch nicht in der Lage bin, meine Untersuchungen über die Morphologie der beiden anderen Arten von Plasmodium zum Abschluß zu bringen. Die neuen Errungenschaften der Trypanosomen-Forschung machen eine Revision der Entwicklungsgeschichte der Malariaparasiten dringend notwendig; einige Andeutungen über die Richtung dieser Studien habe ich bereits in der erwähnten Arbeit[2]) gegeben. Die Schwierigkeit des Objekts läßt eine schnelle Erledigung dieser Fragen nicht erhoffen. Aus diesem Grunde will ich die von diesen morphologischen Arbeiten unabhängigen epidemiologischen Notizen über Malaria, die ich während der letzten drei Jahre bier sammeln konnte, schon jetzt zusammenstellen, um vielleicht nur einige kleine Anregungen auf diesem, mir als Zoologen ferner liegenden Gebiete zu geben.

Einen kurzen Bericht über den Verlauf der Malaria-Epidemie in dem Dorfe „St. Michele di Leme" während des Sommers 1901 habe ich bereits in der Tertiana-Arbeit[1]) (S. 174—185) gegeben, ich verweise auf dieselbe und wiederhole hier nur einige Daten über die Lage des Ortes und die Bewohnerschaft desselben, bevor ich die Epidemie des Jahres 1902 schildere.

Die regelmäßigen, meist mehrmals monatlich ausgeführten Besuche des Dorfes ergaben allmählich eine recht vollständige Übersicht des Standes der Malariaparasitologie bei den Einwohnern während der beiden Jahre 1901 und 1902. Diese Kenntnis und die günstige abgeschlossene Lage des Ortes ließen es wünschenswert erscheinen, ein Sanierungsexperiment nach den neuen Prinzipien, die die Malariaforschung gezeitigt hatte, zur Ausführung zu bringen, da der Gewinnung exakter Resultate keine großen Schwierigkeiten entgegenzustehen schienen.

---

[1]) Schaudinn, F., Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax, der Erreger des Tertianfiebers beim Menschen, in: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 19, 1902, S. 169.

[2]) Schaudinn, F., Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete, in: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 20, 1903.

Meine hierauf gerichteten Vorschläge wurden seitens des Kaiserlichen Gesundheitsamtes angenommen und die ganze Einwohnerschaft des Dorfes während des Frühjahres 1903 (Januar bis März) einer antimalarischen Kur unterworfen, deren Erfolge dann während des Sommers und Herbstes 1903 kontrolliert wurden.

Das Dorf St. Michele di Leme und seine Bewohner.

Nördlich von der Stadt Rovigno erstreckt sich die Küste Istriens als felsiges, zerklüftetes, buchten- und inselreiches Gestade, das mit einer spärlichen Gestrüppvegetation bedeckt ist und von keiner menschlichen Ansiedelung belebt wird bis zu einem tief (ca. 10 km) in das Land einschneidenden schmalen Meeresarm von Fjordcharakter. Diese schmale Wasserzunge, die senkrecht zur Küste in den Karst eindringt, ist das ehemalige Bett eines Flusses, der in heutiger Zeit nicht mehr oberirdisch in den Kanal ausmündet, sondern mehrere Meilen vom Anfang des Kanals (bei der Stadt Pisino) in einer Höhle versinkt und unterirdisch im gewundenen Dragatal (der Verlängerung des Kanals nach dem Inlande zu) seine Wasser bis an das Ende des Kanals führt und hier als submarine Süßwasserquellen ins Meer ergießt. Das Wasser des Kanals ist daher am Ende brackig; der Boden ist mit gelbem, vom Gebirge durch das Flußwasser herabgeschwemmtem Mud bedeckt, was dem Meeresarm vielleicht seinen Namen „Canale di Leme“ eingetragen hat.

Die Ufer dieses Fjords fallen steil, an vielen Stellen sogar senkrecht zum Wasser ab und erreichen eine nicht unbedeutende Höhe (120—170 m). Die Vegetation dieser Abhänge ist der typische istrianische Trockenwald, die Macchia, die aus dicht verfilztem, an den australischen Busch erinnernden, dornigem Gestrüpp besteht und fast undurchdringlich erscheint. Die dünne, oft nur in Felsspalten haftende Humusschicht dieser Abhänge gestattet nicht ein baumförmiges Wachstum der Pflanzen; der poröse Fels, der das Regenwasser sofort versinken läßt, kann außerdem nur von Gewächsen, welche an die Trockenheit angepaßt sind, bedeckt werden. Das Buschwerk besteht hauptsächlich aus Wacholder (Juniperus oxycedrus), Steineiche (Quercus Ilex), Mastix- und Terpentinstrauch (Pistacia mastix und terebinthus), Stechdorn (Paliurus australis), Kreuzdorn (Rhamnus intermedia und alaternus), spanischem Ginster (Spartium junceum) und anderen dornigen Sträuchern, die durch die ebenfalls stacheligen lianenartigen Schlingpflanzen, wie die Stechwinde (Smilax aspera) und den stechenden Spargel (Asparagus acutifolius) fest verbunden werden, während die Lücken am Boden von dem ebenso bewehrten stechenden Mäusedorn (Ruscus aculeatus) ausgefüllt werden. Nur wenige schmale Fußpfade findet man in die Wildnis gehauen. Menschen sieht man höchst selten dieselben betreten, nur der einsame Zollwächter muß seine Patrouillengänge an diesem bei den Schmugglern beliebten stillen Meereswinkel ausführen.

Am oberen Rande des Kanalufers beginnt ein aus Buchen und Eichen gebildeter Hochwald, der fiskalisches Eigentum ist und von einem staatlichen Förster verwaltet wird. Außer dem Dorfe St. Michele di Leme findet sich am ganzen Kanal nur noch ein einzelnes Wirtshaus für Fischer und Holzfäller am blinden Ende desselben (Cul di Leme), sonst ist im weiten Umkreis keine menschliche Ansiedelung zu finden.

Der Ort „St. Michele di Leme“ liegt am Nordufer des Kanals, auf der Höhe des Ufers mitten im Forst. Vom Gestade des Kanals ist er etwa 1 km entfernt und erhebt sich 130 m über dem Spiegel des Meeres. Die nächste Ansiedelung im Binnenlande ist das Dorf Geroldia,

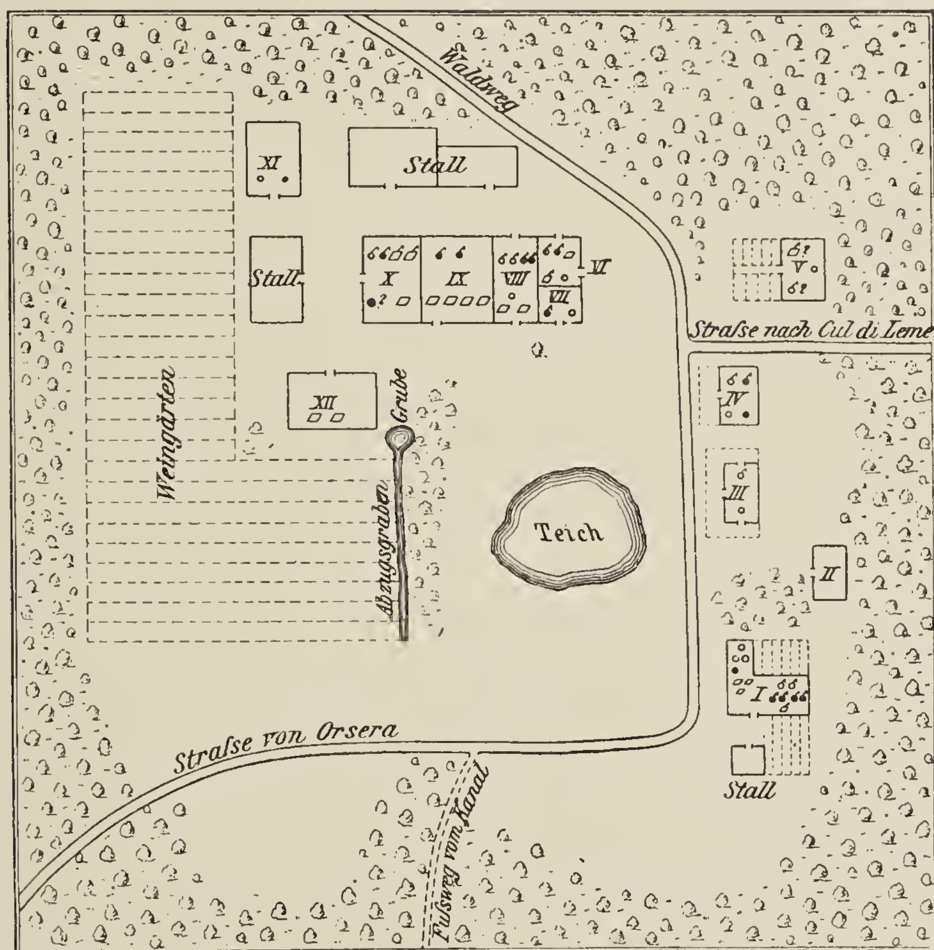
ein ebenso berüchtigtes Fiebernest, wie Leme selbst. Es ist von Leme in etwa einer Stunde zu erreichen und von demselben durch zwei Höhenzüge mit tiefen Tälern und Hochwald getrennt. Die Poststation und das Pfarramt für Leme befinden sich in dem etwa zwei Meilen entfernten Dorfe „St. Lorenzo di Pasenatico“, das ebenfalls ein Ort mit schwerer Malaria ist; dasselbe gilt von der nächsten Stadt, dem kleinen nördlich von der Einmündung des Kanals in das Meer gelegenen Felsennest Orsera, zu dessen Verwaltungsbezirk Leme gehört.

Die ganze Ansiedelung Leme besteht aus zwölf Wohnhäusern mit den dazu gehörigen Wirtschaftsgebäuden, deren Lage aus der nachstehenden Skizze (S. 429) ersichtlich ist. Die Häuser liegen auf einer kleinen Lichtung des Waldes, der an manchen Stellen dicht an die Gebäude herantritt. Wie erwähnt, besteht der Hochwald der umgebenden Forst aus Buchen und Eichen. Als Brutstätten der Anophelesmücken dienen zwei Wasseransammlungen in der Mitte der Ansiedlung, ein runder, ca. 20 m im Durchmesser großer Teich von 1—2 m Tiefe, der als Viehtränke benutzt wird, mit Wasserpflanzen besetzt ist und flache Ränder aufweist. Es ist ein besonders günstiger Brutplatz für die Anophelen; die Larven und Nymphen derselben wurden während der Zeit vom März bis Oktober in den Jahren 1901 und 1902 niemals hier vermißt. Nach Regenperioden fand sich ferner auch Wasser in dem Abzugsgraben vor den Weingärten, der in eine tiefe kreisförmige Grube mündete. Besonders in letzterer, in der sich Wasser noch bis in den Sommer hinein hielt, fanden sich ebenfalls häufig Larven und Puppen von Anopheles. Das Trinkwasser der Einwohner befindet sich in geschlossenen Cisternen, die bekanntlich niemals von Anophelen bevölkert werden. Außer den beiden Wasseransammlungen im Dorfe liegt ca. 15 Minuten davon entfernt mitten in der Forst auf einer Blöße ein großer (ca. 200 bis 250 qm) flacher Sumpf, in dem ebenfalls große Mengen von Anophelen im Frühjahr und Herbst während der Jahre 1901 und 1902 zu finden waren. Während der heißen Sommermonate (Juli — August) trocknete er in beiden Jahren aus und im Jahre 1903, das ein abnorm trockenes war, enthielt er überhaupt zu keiner Zeit Wasser.

Die Häuser der Ortschaft sind massive Steinbauten aus Karstkalk; das Haus Nr. I ist ein großes zweistöckiges Gebäude mit einem hohen Eckturm, es wird „Castel“ genannt, weil es ehemals ein Sarazenenschloß gewesen sein soll. In seinem jetzigen Zustand hat es bis vor ca. 100 Jahren als Kloster gedient, wovon noch der Kreuzgang und die hübsch ornamentierte Cisterne im Hofe Zeugnis ablegen. In damaliger Zeit war der größte Teil der jetzigen Ortschaft als Kloster verwendet; die Häuser VI—X sind in die noch stehengebliebenen Mauerreste eines großen mit romanischen Verzierungen versehenen Klostergebäudes (oder Kirche?) dicht zusammengebaut und stellen so einen für ein so kleines Dorf sehr auffallenden Gebäudekomplex dar; selbst die hinter den Häusern befindlichen Ställe zeigen noch zum Teil Überreste des romanischen Klosterschmucks. Die dichte Zusammenlagerung der Wohnungen ist ein wichtiger Faktor für die Ausbreitung der Malaria als Hausepidemie (vgl. die Eintragungen der Malariafälle in der Situationsskizze), wie wir später erörtern werden. Die Wohnungen bestehen mit Ausnahme der Häuser I und XII, die moderner eingerichtet sind, meist aus einem großen Zimmer, das als gewöhnlicher Aufenthalt am Tage und als Küche dient; der Herd befindet sich an einem Ende des meist nur wenig erhellten Raumes; das offene Feuer auf demselben hat die Wände und die Decke tief geschwärzt, was die Suche nach den Malaria-Mücken nicht gerade erleichtert. An der Decke hängen meist die Eßvorräte der Familie, geräuchertes Schweinefleisch und Maiskolben in Bündeln, was zwar recht malerisch aussieht, aber den Mücken noch sicherere Schlupfwinkel bietet. Die Wärme über dem Herdfeuer mag außerdem auch den Mücken im Winter die Möglichkeit bieten, die Malariakeime zur Entwicklung zu bringen, obwohl ich trotz viel-

facher Versuche keine sicheren Anhaltspunkte hierfür gefunden habe, wie ich überhaupt in der Nähe des Herdfeuers nur sehr selten die Anophelen gefunden habe, obwohl sie doch, wie bekannt, die Wärme lieben. Ich erkläre mir dies damit, daß die warme Luft, die über dem Herde an der Decke lagert, den Anophelen zu trocken ist; sie lieben, wie schon Grassi beobachtet hat, die feuchte Wärme.

Bei den ärmeren Bewohnern existiert überhaupt nur dieser eine Raum, die Betten stehen dann an der dem Herde gegenüberliegenden Wand. Bei den wohlhabenderen Leuten (Haus Nr. X und XII) sind eigene Schlafkammern, die häufig auch dunkel sind, vorhanden.



Figurenerklärung: Situationsplan von Leme.
In die einzelnen Wohnungen sind die Parasitenbefunde des Jahres 1902 eingetragen.
Zeichen: ♂ = Tropica vom Vorjahre recidivierend. ○ Tropica-Neuinfektion.
● = Tertiana „ „ „ ● Tertiana-Neuinfektion.
□ = Quartana „ „ „ □ Quartana-Neuinfektion.

Nur im Hause Nr. I und X findet man helle, weißgetünchte, richtige Schlafzimmer. Eltern und Kinder schlafen meist zusammen in demselben Raume, bei den ärmeren sogar in einem Bette, für die Malariaausbreitung auch ein günstiger Faktor. Die Einwohner von Leme sind fast alle kroatischer Abstammung, ihre Sprache ist der serbo-kroatische Dialekt; die meisten verstehen aber auch etwas italienisch. Die Zahl der Bewohner schwankte in den Jahren 1901 bis 1903 zwischen 63 und 78. Der Körperbau derselben ist nicht sehr kräftig, die Figuren sind meist nur mittelgroß, mit nicht sehr starkem Knochenbau, aber ziemlich gut entwickelter Muskulatur. An den Hals- und Brustorganen fallen bei vielen katarrhalische Erscheinungen auf. Bei den Frauen findet man oft Schlaffheit der Bauchdecken und der die Bauchorgane tragenden Bänder.

Bei den Kindern fällt zumeist der dicke vorstehende Bauch auf, der wohl eine Folge des Polentaessens sowie der Malaria ist. Kommt man zum ersten Male in das Dorf, so ist man überrascht über das elende Aussehen sämtlicher Bewohner; bei fast allen die charakteristische, von der Malaria bewirkte schmutziggelbe Verfärbung der Haut; dabei ist dieselbe fettarm, spröde und abschilfernd. Die Bindehäute der Augen sind bei den meisten subikterisch, die übrigen sichtbaren Schleimhäute blaß. Besonders unter den Kindern und Frauen kann man wahre „wandelnde Leichen“ finden; die Gesichtszüge sind apathisch, nichts kann das Interesse dieser Leute erregen, stumpfsinnig vegetieren sie in den Tag hinein.

Die meisten Einwohner von Leme verdienen sich ihren Unterhalt als Waldarbeiter bei der Försterei; drei sind Grundbesitzer, die hauptsächlich Wein (zum Handel) bauen und von Getreide nur so viel, als sie selbst verbrauchen; sie beschäftigen eine Anzahl von Feldarbeitern als „Coloni“ oder „Servi“. Der „Colono“ ist eine Art Pächter; der Bauer (Possidente) gibt ihm ein Stück Land und ein Wohnhaus zur Bewirtschaftung; der Ertrag, den er erreicht, wird dann zwischen beiden geteilt; der Colono unterstützt den Bauer bei seinen sämtlichen Feldarbeiten, der Bauer leiht dafür dem Colono für seine eigenen Feldarbeiten die Feldgeräte und hilft beim Ackern mit den eigenen Ochsen. Der Colono kann aber auch mit Erlaubnis des Bauern bei anderen Bauern gegen Tagelohn arbeiten, wenn das eigene, meist kleine Weinfeld bestellt ist. „Servi“ sind gegen Wochen- oder Monatslohn dienende Knechte.

Das Leben der Bewohner spielt sich in sehr gleichmäßiger Weise ab. Bei günstiger Witterung arbeitet der Mann den ganzen Tag im Walde oder auf dem Felde (Campagna). Ein kleines Fäßchen Wein nimmt er gleich früh morgens mit von Hause, das Mittagmahl bringen ihm die Frau oder die Kinder hinaus und erst bei Sonnenuntergang kehrt er heim, wo dann die ganze Familie um den Herd gelagert das Abendbrot verzehrt. Dort wo männliche Sprossen fehlen, wird der Vater von den halberwachsenen Töchtern (die erwachsenen heiraten meist schnell) bei der Feld- und Waldarbeit unterstützt; bei schlechtem Wetter tut der Mann meist gar nichts, er liegt tagüber am Herde und trinkt viel Wein. Die Frauen sind im Hause beschäftigt mit der Herrichtung der Mahlzeiten und der Pflege der meist zahlreichen Kinder. Die Wohnungen der Kroaten fand ich stets auffallend sauber, ebenso die Kleidung und den Körper der Bewohner, dank der häuslichen Tätigkeit der Frauen.

Die Lebensbedingungen sind bei den meisten Bewohnern sehr ärmliche; selbst die Ernährung läßt oft zu wünschen übrig. Von Nahrungsmitteln findet man im Orte hauptsächlich Mais (als Polenta, die die wichtigste und oft einzige Speise ist), Reis, Bohnen, Brot aus Mais- und Weizenmehl, Kohl, Schafkäse und Schweinefleisch; letzteres aber nur bei den besser situierten Bewohnern, die ärmeren leben rein vegetarisch. Die Schweine werden im Winter geschlachtet, das Fleisch gedörrt oder geräuchert und an der Decke der Küche aufgehängt. Hühner werden auch hier und da gegessen, meist nur bei Krankheitsfällen oder besonders festlichen Gelegenheiten. Eier kommen bei der geringen Zahl der Hühner wenig in Frage. Milch ist das seltenste Nahrungsmittel; es gibt keine einzige Kuh im Orte; Ziegen sind behördlich verboten (wegen der Aufforstung des Karstes). Es bleibt so nur die Schafmilch, die aber meist zur Käsebereitung verwendet wird. Die Ernährung der Kinder, wenn sie nicht mehr die Mutterbrust bekommen, ist daher sehr eigenartig. Das Hauptgetränk ist schwarzer Kaffee, dem etwas Schnaps zugesetzt wird, „damit die Kinder besser schlafen und nicht das Fieber bekommen“ sagen die Leute. Der Schnapszusatz ist außerdem dazu da, „weil schwarzer Kaffee allein keine Kraft gibt“. Schnaps (aus Trebern bereitet, sog. Trappa) ist überhaupt bei den Leuten ein Allheilmittel. Ein alter Mann gab seinem Sohn als Fiebermittel und zwar streng dosiert bei

Malaria den ersten Tag zwei Gläschen Schnaps, dann eins, ein halbes usw. „Wer Wasser trinkt, bekommt Fieber“ hört man stets von den Leuten, daher gilt nächst Schnaps auch Wein als das beste Antimalaricum. Man findet viele starke Weintrinker unter den Bewohnern; das Essen kann der Mann eher verschmerzen, als den Wein. Auch den Säuglingen gibt man nachts wenn sie schreien und auch sonst ordentliche Quantitäten Rotwein. Bei der Malariakur mißlangen oft die ersten Versuche, den Kindern die Medizin einzugeben, infolge Erbrechens, der Magen war schon mit dem roten Antimalaricum überfüllt. Nach diesen Erfahrungen wird man die Schuld für den elenden Zustand der Kinder in Leme nicht allein der Malaria zuschieben dürfen, sondern man wird sagen, daß sie hier nur einen gut vorbereiteten Boden vorfand, um ihr Werk zu vollenden.

Der Bildungsgrad der Einwohner von Leme ist ein äußerst niedriger; bis auf die Bewohner der kgl. Försterei (Nr. 1) sind alle Analphabeten; einen Schullehrer hatte Leme nie; die Kinder wachsen auf wie die Wilden. Auch die moralische Erziehung läßt alles zu wünschen übrig. Nur wenige Gegenden geben den Gerichten in Parenzo und Rovigno mehr zu schaffen als die Dörfer in der Einsamkeit des Canal di Leme. Wüstem Aberglauben, der noch von Spuk, Geister und Teufelserscheinungen überzeugt ist, begegnet man bei vielen Leuten; das Zaubern und Besprechen spielt nicht nur bei alten Weibern noch dieselbe Rolle wie im finstersten Mittelalter.

Ein Arzt (der nächste wohnt in Orsora) ist angeblich auch noch nicht im Orte gewesen; eine Hebamme wohnt in St. Lorenzo di Pasenatico, sie wird aber von den Frauen Lemes nie in Anspruch genommen; eine alte Frau im Orte soll in diesem Geschäft auch genügende Kenntnisse besitzen.

Der Verkehr im Orte ist ein sehr geringer; er beschränkt sich, was regelmäßigen Betrieb anbetrifft, nur auf die zweimal wöchentlich erfolgende Postbestellung. Die Postsachen werden durch einen Bewohner des Dorfes von St. Lorenzo di Pasenatico abgeholt. Selten nur geht einer der Einwohner zur Stadt, um Einkäufe zu machen, die meisten Wünsche befriedigt der erwähnte Postbote bei seinen regelmäßigen Gängen. Der Zu- und Abzug im Dorfe erstreckt sich meist auf den Wechsel von Dienstpersonal und Coloni; hierüber wird später genauere Auskunft gegeben werden; die Mehrzahl der Einwohner sind von Geburt Ortsangesessene.

Die Malaria im Dorfe Leme während der Jahre 1901 und 1902.

Über die Parasitenbefunde während der Zeit vom 1. April bis Ende Oktober des Jahres 1901 bei sämtlichen Bewohnern von Leme gibt die Zusammenstellung in meiner Tertianaarbeit (S. 357) genaue Auskunft. Bevor ich diese Befunde mit denen des Jahres 1902 vergleiche, will ich noch erwähnen, daß 1901 einige Malariakranke Personen mit Chinin nach dem Vorgange R. Kochs behandelt wurden. In der Übersichtstabelle auf S. 460 sind diese Fälle mit *) bezeichnet. Im Jahre 1902 habe ich selbst keinerlei Medikamente angewandt. Es wurden den Leuten, wenn sie sich anders nicht Blut entnehmen lassen wollten, nur Kapseln mit einer Mischung von Zucker, Stärkemehl und einem harmlosen Bitterstoff gegeben[1]).

Die Methodik der Blutuntersuchungen war dieselbe wie im Jahre 1901. Erst in der zweiten Hälfte des Jahres fertigte ich regelmäßig neben 3—4 gewöhnlichen Ausstrichen auch

[1]) Nur wenige Leute hatten sich selbst Chinin gekauft und nahmen dasselbe unregelmäßig. Bei diesen findet sich in den Übersichten auch ein besonderer Vermerk.

je ein dickes Blutpräparat nach der Methode von Roß an. Ich ließ einfach einen ganzen Tropfen Blut auf dem Deckglas unausgebreitet antrocknen und behandelte ihn dann nach vorsichtiger Enthämoglobinierung mit schwacher Eosinlösung wie ein gewöhnliches Deckglaspräparat, d. h. ich fixierte mit Alkohol absolutus und färbte nach Giemsa. Letztere Färbung habe ich seit ihrem Bekanntwerden für die epidemiologischen Parasitenstudien ausschließlich verwendet, weil ich sie am bequemsten fand. Bei den Untersuchungen im Dorfe, als auch bei der Parasitensuche im Laboratorium habe ich mich wieder wie im Jahre 1901 der Hilfe verschiedener hier auf der Station arbeitender Kollegen zu erfreuen gehabt; allein hätte ich das sehr umfangreiche Material kaum bewältigen können. Während meiner Abwesenheit vom Dorfe hat wiederum wie im Vorjahre der Förster Ferjancic die Kontrolle über die Bewohner recht sorgfältig ausgeführt und genau über alle Vorkommnisse Buch geführt; er diente mir auch stets als Dolmetscher und Gehilfe bei den Arbeiten im Dorfe.

Von den 64 Einwohnern des Dorfes wurden während des Sommers 1901 bei 30 Malariaparasiten gefunden und Fieber konstatiert; von diesen 30 Parasitenträgern waren belastet mit:

1.	Tertianparasiten . .	17	(+ 1 + 1 = Summe der Tertianaträger . . 19)
2.	Quartanparasiten . .	2	(+ 1 + 1 = Summe der Quartanaträger . . 4)
3.	Tropicaparasiten . .	8	(+ 1 + 1 = Summe der Tropicaträger . . 10)
4.	Tertiana + Quartana	1	
5.	Tertiana + Tropica .	1	
6.	Quartana + Tropica .	1	
	Summa	30	

Während des Winters des Jahres 1901 zu 1902 hatten von den 64 Einwohnern 16 den Ort verlassen (die Nummern 15, 32—36, 48—55, 63—64 der Übersicht ist in meiner Tertianaarbeit), hiervon waren 5 Parasitenträger und zwar 3 mit Tropica, 1 mit Tertiana und 1 mit Tertiana + Tropica. Sie wurden ersetzt im Anfang des Jahres 1902 durch 12 hinzugekommene Personen (die Nummern 11, 13—15, 23—25, 31, 32, 39, 53, 54 der Übersicht in dieser Arbeit S. 460). Von diesen 12 Personen brachten 5 Parasiten mit in den Ort und zwar 2 Tertiana 1 Quartana, 2 Tropica. Während der ersten Hälfte des Jahres 1902 kam noch eine parasitenfreie Person hinzu und zwei Kinder wurden neugeboren, so daß mit dem Beginn der Fieberepidemie 63 Personen im Orte vorhanden waren.

Während des Sommers 1902 wurden von diesen 63 Einwohnern bei 37 Malariaparasiten gefunden, also 7 Parasitenträger mehr als im Vorjahre.

Die Verteilung der Parasiten auf die Träger ist folgende:

1.	Tertiana	6	(+ 7 + 2 = Summe der Tertianaträger 15)
2.	Quartana	8	(+ 7 + 3 = Summe der Quartanaträger 18)
3.	Tropica	10	(+ 2 + 3 = Summe der Tropicaträger 15)
4.	Tertiana und Quartana . . .	7	
5.	Tertiana und Tropica	2	
6.	Quartana und Tropica	3	
7.	Tertiana, Tropica und Quartana	1	
	Summa	37	

Gegenüber dem Jahre 1900 läßt sich eine Gesamtzunahme der Malaria konstatieren. Wieweit an dieser Differenz die Chininkur während des Jahres 1901 schuld trägt, läßt sich schwer im einzelnen feststellen; daß sie jedenfalls hierbei mitgewirkt hat, wird kaum zu bezweifeln sein. Auffallend ist die außerordentliche Zunahme der Tropica und besonders der Quartana; diese Zunahme scheint überhaupt für die ganze Gegend in diesem Jahre charakteristisch gewesen zu sein. Herr Oberbezirksarzt Dr. Schiavuzzi in Pola teilte mir dieselbe Beobachtung mit; ich habe ferner mit ihm die Epidemie in den Dörfern Morosin und Morgani in der Nähe von Leme untersucht und in beiden Orten in überwiegender Zahl Tropica und Quartana gefunden. Über die Ursachen dieser Verschiebungen in der Vorherrschaft einer Parasitenart, die sicher sehr verwickelter Natur sein dürften, vermag ich nichts auszusagen.

Für die Frage der erworbenen Malaria-Immunität war es von Interesse, die Einwohner von Leme während der beiden Beobachtungsjahre auf das Verhältnis von Lebensalter und Parasitenbefund zu prüfen.

1901.

Alter der Personen	Gesamtzahl	Parasitenträger	Parasitenfrei
0— 5 Jahre	11	11	0
5—10 „	7	5	2
10—15 „	6	4	2
15—60 „	40	10	30
Summa	64	30	34

1902.

Alter der Personen	Gesamtzahl	Parasitenträger	Parasitenfrei
0— 5 Jahre	9	9	0
5—10 „	9	9	0
10—15 „	8	6	2
15—60 „	37	13	24
Summa	63	37	26

Bei diesen beiden Zusammenstellungen sind alle Einwohner des Ortes berücksichtigt, trotzdem ergibt sich schon ein Überwiegen der Parasitenbefunde bei den Kindern. Noch deutlicher wird dieses Verhalten bei Zusammenstellung der im Ort geborenen Einwohner, die zugleich dort immer gelebt haben, in den beiden folgenden Übersichten.

1901.

	Alter der Personen	Gesamtzahl	Parasitenträger	Parasitenfrei
Alle sind in Leme geboren und haben dort bisher gelebt.	0— 5 Jahre	6	6	0
	5—10 „	6	5	1
	10—15 „	6	6	0
	15—60 „	11	0	11
	Summa	29	17	12

1902.

	Alter der Personen	Gesamtzahl	Parasitenträger	Parasitenfrei
Alle sind in Leme geboren und haben dort bisher gelebt.	0—5 Jahre	8	8	0
	5—10 „	4	4	0
	10—15 „	6	5	1
	15—20 „	13	1 (23 Jahre alt)	12
	Summa	31	18	13

Es scheint hiernach die zuerst von Koch[1]) in den Tropen, von Frosch[2]) und Bludau[3]) in Istrien festgestellte Tatsache, daß in Orten mit endemischer Malaria hauptsächlich die Kinder Parasiten im peripheren Blut aufweisen, während sie bei Erwachsenen nur selten gefunden werden, auch für das Dorf Leme zu gelten. Ob die Befunde der Ausdruck einer Malariaimmunität sind, geht aus der Parasitologie nicht ohne weiteres hervor. Es wäre auch denkbar, daß bei den Erwachsenen die Malariaparasiten hauptsächlich die inneren Organe bevölkern, daß bei diesen die Malaria latent aufträte. Ob für diese Frage die Milzbefunde, welche in der Übersicht auf S. 460 zusammengestellt sind, zu verwerten sind, wage ich nicht zu entscheiden. Merkwürdig ist jedenfalls, daß viele von den Individuen, die bei sorgfältiger Untersuchung während zweier Jahre niemals Parasiten aufwiesen, starke Milztumoren hatten, die durch die antimalarische Kur sich zurückbildeten und zwar ungefähr in demselben Maße wie die Milztumoren von Individuen, die zugleich Malariaparasiten im peripheren Blut zeigten. Ich verweise bezüglich dieser Gedankengänge auch auf den Fall, den ich auf S. 449 besprochen habe, wo bei einem Individuum, das einer strengen Chininkur unterzogen wurde, während derselben aus der Milz durch Punktion alle Stadien von Tertianparasiten, vom jüngsten Schizonten bis zum Gameten in großen Mengen aufgefunden wurden, während das periphere Blut keinen einzigen Parasiten aufwies und auch seit Wochen nicht aufgewiesen hatte. Ferner verweise ich auf die Nummern 16, 25, 44, 46 der Übersicht, bei denen während des Sommers 1903 niemals Parasiten gefunden wurden, während die Milz sich vergrößert zu haben schien.

Da die Anophelen Haustiere sind, wie schon Grassi nachgewiesen hat, wäre es erklärlich, wenn die Malaria sich als Hausepidemie verbreiten würde, eine Erscheinung, auf die Koch und Frosch[4]) bei ihren Malariauntersuchungen in Istrien auch gestoßen sind. Zur Prüfung dieser Frage für Leme habe ich in den Situationsplan des Dorfes (S. 429) die alten und neuen Malariafälle des Jahres 1902 eingetragen und für beide Jahre in beifolgender Tabelle die Recidive und Neuinfektionen nach Wohnungen geordnet zusammengestellt; die beiden Tabellen geben zugleich eine Gesamtübersicht des numerischen Verhältnisses der Recidive zu den Neuinfektionen und bedürfen wohl keiner weiteren Erläuterung. Zu beachten ist noch, daß die Wohnungen VI—X in einem Gebäude liegen (vgl. den Plan). Bei den mit einem ? versehenen Fällen war nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob ein Recidiv oder eine Neuinfektion vorlag.

---

[1]) Koch, R., 2. u. 3. Bericht über die Tätigkeit der Malaria-Expedition, in: Dtsch. med. Wochenschr., 1900, Nr. 5, 17, 18.

[2]) Frosch, P., Die Malariabekämpfung in Brioni (Istrien), in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., Bd. 43, 1903, S. 5.

[3]) Bludau, Die Bekämpfung der Malaria in Punta croce, in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., Bd. 43, 1903, S. 67.

[4]) Vgl. Frosch, P., Die Malariabekämpfung in Brioni, in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh., Bd. 43, 1903, S. 37.

1901.

Hausnummer	Zahl der Einwohner	Recidive vom Vorjahre			Neuinfektionen			Gesamtzahl der Parasitenträger
		Tertiana	Quartana	Tropica	Tertiana	Quartana	Tropica	
I	9	1	1	1	5	0	1	8
II	2	0	0	0	0	0	0	0
III	2	0	0	0	0	0	0	0
IV	4	0	0	0	0	0	1	1
V	2	0	0	0	0	0	0	0
VI	5	2	1	0	0	0	0	2
VII	9	1	0	1?	1	0	0	3
VIII	4	0	0	0	0	0	0	0
IX	7	2	0	0	2	0	2	6
X	13	1	0	1	2	1	3	7
XI	7	2	0	1	0	0	0	3
XII	0	0	0	0	0	0	0	0
Summa	64	9	2	4	10	1	7	30

1902.

Hausnummer	Zahl der Einwohner	Recidive vom Vorjahre			Neuinfektionen			Gesamtzahl der Parasitenträger
		Tertiana	Quartana	Tropica	Tertiana	Quartana	Tropica	
I	9	4	1	2	1?	3	3	9
II	2	0	0	0	0	0	0	0
III	4	0	0	1	0	0	1	2
IV	4	1	0	1	1	0	1	3
V	2	0	1?	1?	0	0	1	2
VI	6	2	1?	0	1?	1?	1	3
VII	5	1	0	0	0	0	1	1
VIII	11	2	0	2	0	2	1	6
IX	7	2	0	0	0	4	0	4
X	6	1	2	1	1?	1	0	3
XI	2	0	0	0	1	0	1	2
XII	5	0	0	0	0	2	0	2
Summa	63	13	5	8	5	13	10	37

Bezüglich des zeitlichen Auftretens der Neuinfektionen an Malaria ergeben die zweijährigen Beobachtungen in Leme keine wesentlichen Abweichungen von den durch zahlreiche Untersuchungen in Italien festgestellten Verhältnissen. Im Jahre 1901 trat die erste sichere Neuinfektion von Tertiana im Juni auf, dann stiegen die Fälle im Juli (4) und besonders im August (7). Im Jahre 1902 trat die Tertiana ganz zurück, von den 4 sicheren Neuinfektionen liegt 1 schon im April, 1 im Juni und 2 im Juli. Bei den Recidiven in Orten mit andauernder Malaria muß man solche unterscheiden, die bei Personen auftreten, welche immer in geringer Zahl Parasiten aufweisen und gelegentlich auch kleine Fieberbewegungen haben (chronische Malaria), von denen, die plötzlich, ohne vorhergehenden Parasitenbefund nach langen Ruhepausen auftreten (latente Malaria) und in der Zwischenzeit keinerlei beachtenswerte klinische Symptome aufweisen. Bei letzteren müssen wir annehmen, daß die Parasiten in Ruhe in den inneren Organen verharren. Zur Erklärung derartiger Recidive nach langen Intervallen habe ich in meiner Tertiana-Arbeit die Langlebigkeit der Makrogameten und ihre Fähigkeit, sich auf äußere Reize durch Parthenogenese zu vermehren, herangezogen. Eine Bestätigung meiner

Ansicht, die ich a. a. O. auch bereits für die Tropica ausgesprochen habe, für diese Form haben in neuerer Zeit Maurer[1]) und Pittaluga[2]) gebracht. Derartige Recidive häufen sich nun auch besonders zu bestimmten Jahreszeiten. Für die Tertiana ist diese Zeit das erste Frühjahr von Februar bis Mai mit dem Höhepunkt im März. Im Jahre 1901 wurden von derartigen Tertiana-Recidiven nach langen Intervallen im April 4, im Mai 3 beobachtet; 1902 im Februar 2, im März 6, im April 2.

Die Tropica ist wie in Italien das echte Sommer-Herbstfieber. 1901 wurde die erste Neuinfektion im Juli beobachtet, die zwei anderen fielen auf den August. 1902 begann die Tropica wiederum mit 1 Fall im Juli, im August kamen 4 hinzu, im September 5, während im Oktober nur noch 1 Neuinfektion nachgewiesen wurde. Recidive nach langen Intervallen wurden 1901 bei Tropica im Mai und Juni (je 1 Fall) beobachtet, 1902 bereits im April 4 Fälle.

Die Quartana tritt am spätesten auf. Die einzige Neuinfektion des Jahres 1901 fiel in den Oktober; bei der enormen Steigerung der Quartana im Jahre 1902 verteilen sich die Neuinfektionen in folgender Weise: August 2, September 6, Oktober 5; es scheint also hier die Quartana das typische Herbstfieber zu sein. Recidive nach langen Intervallen wurden bei dieser Form im Februar (2), März (1) und April (1) beobachtet, doch scheint mir dieselbe in hiesiger Gegend meist chronisch und nur selten latent aufzutreten, wofür besonders der reiche Befund von Quartana-Parasiten im peripheren Blut, meist ohne Fiebererscheinungen, im Januar 1903 spricht (vgl. die Übersicht S. 460).

Im ganzen scheint die Häufigkeit der Fieberanfälle ziemlich unabhängig von dem Parasitenbefunde zu sein. In der nicht von Chinin beeinflußten Epidemie des Jahres 1902 fanden die meisten Anfälle im März und April und dann im August und September statt, während die Zahl der Parasitenträger im Oktober ihren höchsten Stand erreichte (mit 31). Eine genaue Statistik der sicheren Fieberanfälle in den einzelnen Monaten kann ich leider nicht geben, da ich nicht alle Fälle selbst beobachten konnte und auf die Angaben der Leute nicht viel zu geben ist, da sie jedes Unwohlsein mit Fieber bezeichnen.

Ich gebe nun nach diesen allgemeineren Vorbemerkungen als Ergänzung der Übersicht auf S. 460, die nur die Parasitologie berücksichtigt eine Zusammenstellung meiner Notizen über den Verlauf der Malaria als Krankheit im Sommer 1902, soweit ich Gelegenheit hatte, hiervon Kenntnis zu nehmen; die Form des Berichtes ist ähnlich wie bei der Übersicht über die Malariaerkankungen im Jahre 1901 in der Tertianaarbeit (S. 357). Die Nummern der Fälle sind dieselben wie in dem Protokoll auf S. 460. Die Nummern in Klammern beziehen sich auf die Liste in der Tertianaarbeit.

Übersicht der Malariaerkrankungen in Leme während des Jahres 1902.

1. (5). Erster Anfall des Jahres am 15. III., von 2 weiteren an den beiden folgenden Tagen gefolgt; das Tropica-Recidiv war der erste Anfall seit September 1901; Tropica-Gameten waren aber noch im Dezember des Vorjahres gefunden worden (im Januar und Februar war der Mann nicht untersucht worden). Der Blutbefund am 18. III. bestand in spärlichen, mittleren Schizonten und spärlichen Gameten, derselbe Befund wurde auch im April konstatiert; sichere Fieberanfälle behauptet der Mann inzwischen nicht gehabt zu haben. Im Mai fanden sich bei einmaliger Untersuchung keine Parasiten. Fieberfrei bis zum 20. VII., 1 Anfall; da am 25. VII. Gameten

[1]) Maurer, G., Die Malaria perniciosa. Beitrag zur Biologie und Morphologie ihres Erregers, in: Zentralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenkunde. I. Abt., Bd. 32, 1902, S. 695.

[2]) Pittaluga, G., Partenagenesi dei macrogameti di una varietà di Laverania (Laverania malariae var. mitis), in: Arch. de Parasitologie, Bd. 7, Nr. 3, 1903, S. 389.

in ziemlicher Zahl vorhanden waren, fasse ich den Anfall als Recidiv auf; einige weitere, leichtere Anfälle sollen im August und September stattgefunden haben; der Parasitenbefund am 18. X. war: spärliche Gameten; im November negativ; Dezember nicht untersucht.

2. (6). Die Tertiana des Vorjahres scheint geheilt zu sein; am 26. III. und 6. IV. Blut negativ; am 20. VIII. Anfall, angeblich jeden 2. Tag bis 15. IX., dann Ruhe; 2 Anfälle im November, seitdem ohne Fieber und Parasiten. Typische Tropica-Neuinfektion mit spärlichem Parasitenbefund. Die Gameten wurden erst in einem Präparat vom 11. IX. in spärlicher Zahl gefunden, vorher nur Ringe.

3. (7). Hier kam ich gerade selbst zum 1. Anfall am 20. IX. (Temperatur 40,8), spärliche kleine Tropica-Ringe. In den Blutpräparaten, die der Förster am 20. VII. und 16. VIII. mir gesandt hatte, waren keine Parasiten gewesen, vorher nicht untersucht seit 15. III. (negativ); es war eine typische Tropica-Neuinfektion. Nach den Notizen des Försters folgten auf den ersten Anfall nur 4 (jeden 2. Tag); 2 weitere Anfang Oktober; dann trat ganz unregelmäßig hier und da ein Fieberanfall auf bis zum Dezember; am 19. X. fand ich neben Tropica-Gameten im Blut typische Quartana-Schizonten und Schizogonie in spärlicher Anzahl, ebenso am 2. XI. und auch noch im Januar 1903, wo von der Tropica nur ein Halbmond und von der Quartana spärliche Schizonten und Gameten zu finden waren.

4. (8). Die mit Chinin im Vorjahre behandelte und kupierte Tertiana, recidivierte im Februar mit einem starken und einem schwächeren Anfall; Parasiten wurden noch am 15. III. (spärliche Gameten) gefunden; am 26. III. aber negativ. Die Tropica im Oktober dürfte von der des Bruders herrühren, da die Kinder zusammen schliefen und im September und Oktober stets zahlreiche Anophelen im Zimmer gefunden wurden (von 67 untersuchten Anophelen, die am 19. X. und 31. X. im Zimmer gefangen waren, erwiesen sich 2 infiziert, 1 mit halbreifen Oocysten im Darm und 1 mit Sporozoiten in den Speicheldrüsen und leeren Hüllen am Darm). Dasselbe vermute ich für die Quartana, die bei diesem Knaben auch gerade einen Monat später auftrat. Verlauf der Krankheit ähnlich wie bei 3. Hatte ebenfalls beide Parasitenarten noch Anfang Januar im Blut, Tropica einzelne Ringe, Quartana spärliche Gameten.

5. (9). Beherbergte stets alle Sorten von Tertiana-Parasiten in sehr geringer Zahl in seinem peripheren Blut. Echte typische Fieberanfälle wurden nie beobachtet; doch fand sich gelegentlich bei den Messungen eine geringe Steigerung der Temperatur bis 38,5. Das Kind, das an schwerer Rhachitis litt, machte stets einen so schwer kranken Eindruck, daß ich die Empfindung hatte, es könne einen richtigen Malariaanfall nicht überstehen. Der Blutbefund war der Typus einer chronischen Malariainfektion; ob im Sommer zu der alten vom vorigen Jahre stammenden Infektion noch eine neue hinzugetreten ist, vermag ich nicht zu sagen, da stets allerlei Wachstumsstadien der Parasiten in wechselnder, aber stets sehr geringer (5—6 pro Deckglas) Zahl vorhanden waren.

6. (10)—7. (11). Behaupten zwar oft Fieber zu haben, 6 sogar täglich, es läßt sich aber niemals eine Spur von einem Symptom auffinden; vgl. aber bei 6 den kolossalen Milztumor, der durch die Kur sehr zurückging.

8. (12). Am 18. IX. erster Anfall dieses Jahres; typische Tropica; 10 Anfälle jeden 2. Tag; Parasiten (Gameten) am 31. X. zum letzten Mal beobachtet.

9. (13). Fieberfrei.

10. (42). Am 6. IV. Tropica-Recidiv vom Vorjahre, am 7. IV. nur ein Anfall, dann Pause bis 23. IV., seitdem keine anderen Anfälle mehr, er klagt aber oft über Unwohlsein. Die Gameten wurden in jedem Monat gefunden, meist sehr spärlich, am 30. VIII. zum letzten Mal.

11. und 12. (14). Malariafrei.

13. Hat seine Tropica im Vorjahre in Gruneie in der Nähe von Leme erworben; am 6. IV. wurden 2 wohlerhaltene Tropica-Gameten beobachtet; über Fieberanfälle in dieser Zeit weiß er nichts auszusagen; dann am 16. IV. und 23. IV. negativer Blutbefund. Am 30. VIII. ein typischer Fieberanfall, dem angeblich 6 weitere (täglich) folgen, dann noch im September 3 vereinzelte Anfälle und 2 im Oktober. Tropica-Parasiten (Gameten im Ringe) wurden erst am 5. IX. konstatiert und dann wiederholt gefunden, auch noch im Januar 1903. Es läßt sich nicht entscheiden, ob der Anfall am 30. VIII. ein Recidiv oder Neuinfektion war.

14. Tertiana im Vorjahre in Gruncie erworben. Ißt oft Chinin, das sie sich früher gekauft hatte, während ihr Mann es verschmäht. Am 24. III. typisches Tertiana-Recidiv, das sofort nach Chinin kupiert wurde und nicht wieder kam.

15. Nach Angaben der Mutter hatte dieses Kind schon bald nach der Geburt (geboren in Gruneie) begonnen zu fiebern (genaue Daten nicht zu ermitteln). Es bot einen ähnlichen Befund wie Nr. 5; d. h. stets Parasiten in spärlicher Zahl ohne eigentliche Fieberanfälle. Im Juli traten neben den Tertiana-Parasiten plötzlich Tropica-Ringe, und im August auch Gameten auf, ohne akute Fieberanfälle auszulösen; die Tropica-Parasiten

hatten dann im September die Tertian-Formen verdrängt und waren allein im peripheren Blut noch bis zum Januar nachzuweisen. Daß aber die Tertiana-Parasiten noch in den inneren Organen weiter gelebt hatten, wird durch die Recidive nach der Kur im April 1903 bewiesen. Obwohl die Mutter es leugnet, glaube ich doch, daß sie dem Kinde hier und da Chinin zu essen gegeben hat, da sie selbst sehr von der Wirksamkeit dieses Mittels überzeugt war. Vielleicht ist diese unregelmäßige zu schwache Chininbehandlung mit Ursache für die Hartnäckigkeit der Infektion, indem sie den Körper an das Chinin gewöhnte?

16. (16). Dieser Mann, der schon im Vorjahre stets über Fieber klagte, zeigte niemals Parasiten im peripheren Blut. Ich hatte auch oft die Temperatur gemessen und nur selten Erhebungen über 38° feststellen können. Auch im Sommer 1902 klagte er stets über nächtliches Fieber, endlich traf ich ihn am 20. XI. mit 40° Fieber an und fand im Blut 1 Gameten der Tropica, sonst kein einziges Stadium, außerdem fand ich am 31. X. 4 Gameten, sonst niemals eine Spur, bis im Januar 1903 ganz spärliche Tropica-Ringe gefunden wurden. Da der Förster am 24. VIII. ihn fiebernd gefunden und eine Temperatur von 39,6° notiert hatte, dürfte die Malaria schon damals vorhanden gewesen sein. Ich habe keinerlei Gründe zu einer sicheren Entscheidung, ob seine Tropica eine Neuinfektion des Jahres 1902 ist, oder ob er nicht länger schon an latenter Malaria gelitten hat (vgl. die kolossale Milz). Mir ist letzteres nicht unwahrscheinlich, wie ich auch nicht glaube, daß er trotz seiner 4 Intensivkuren im Jahre 1903 geheilt worden ist, weil seine Milz wieder stärker anzuschwellen scheint. Ich hoffe im nächsten Jahre näheres über diesen Fall berichten zu können [1]).

17. (17). Ließ sich nie untersuchen, hat aber sicher an Quartana gelitten, weil noch im Januar 1903 Parasiten zu finden waren.

18. (19). Klagt oft über Fieber, hat aber außer der dicken Milz keinerlei Symptome. Malariafrei?

19. (20). Kein Fieberverdacht.

20. (18). Ebenso.

21. (21). Beherbergte während des Frühjahrs, ebenso wie im Vorjahre, immer spärliche Tertiana-Gameten im Blut, ohne richtige Fieberanfälle zu haben. Am 26. III. wurden dann keine Parasiten mehr gefunden. Im Juli (nicht genau festgestellt, an welchem Tage, da die Eltern es nicht gemeldet hatten), begannen tägliche Fieberanfälle typischer Doppel-Tertiana. Die Anfälle hörten bald auf und der spärliche Parasitenbefund entsprach dem aus dem Frühjahr, seit 19. X. wurden keine mehr gefunden. Es läßt sich nicht entscheiden, ob es ein Recidiv vom Frühjahr oder eine Neuinfektion war, da die ersten Anfälle nicht untersucht wurden.

22. (22). Hatte ebenso wie 21 im März spärliche Tertiana-Gameten ohne Fieber, seitdem frei von Parasiten bis zum 18. X., an welchem Tage ein starker Fieberanfall aufgetreten sein soll; am 19. X. fand ich die Temperatur normal und spärliche kleine Schizonten der Quartana; es war eine typische einfache Quartana, mit Anfällen an jedem dritten Tage bis Ende Oktober; dann traten die Anfälle sporadisch auf, der Parasitenbefund war stets spärlich, erst Ende Dezember kamen an mehreren Tagen hintereinander Fieberanfälle und im Januar 1903 waren zahlreiche Stadien von Quartana jeden Alters, auch Gameten im Blut. Daß auch bei diesem Fall die Tertiana-Parasiten in den inneren Organen weiter gelebt hatten, obwohl sie seit dem März aus dem peripheren Blut verschwunden waren, beweist das Auftreten der Tertiana-Gameten nach der Kur und die dann folgenden Recidive; die Quartana war scheinbar geheilt, die Tertiana erwachte augenscheinlich frisch gestärkt und war durch keine Kur zu beseitigen. Unmittelbar nach den strengen Kuren mit Esanofeles und Chinin war das periphere Blut frei von Parasiten, dann traten aber bald immer wieder alle Stadien derselben in das Blut.

23. Am 18. IX. erster Tropica-Anfall; am 20. IX. habe ich den zweiten selbst beobachtet; es fanden sich nach dem Anfall (Temperatur bis 41°) nur ganz spärliche kleine Ringe, während des Anfalls keine Parasiten im peripheren Blut. Nach den Aufzeichnungen des Försters (Angaben der Eltern) fieberte das Kind noch in typischer Weise (Hitze und dann Schweiß) 12 mal, dann nicht mehr regelmäßig. Am 26. IX., also am 5. Anfall, war ich selbst zugegen und maß als höchste Temperatur nur 39,7°, es fanden sich noch keine Gameten; letztere fand ich erst, nachdem die regelmäßigen Anfälle aufgehört hatten, am 19. X. in beträchtlicher Zahl neben Ringen; derselbe Befund war auch noch im Januar zu erheben. Man beachte die schnelle Ausbildung des beträchtlichen Milztumors. Starb Januar 1904 an Rhachitis.

24. War im Januar nicht im Orte, ist aber nicht malariaverdächtig.

25. War ebenfalls im Januar nicht im Orte, hat im Januar Quartana in verschiedenen Altersstadien im Blut und fiebert unregelmäßig.

26. (30). Hatte am 26. III. einzelne Tertiana-Gameten von der vorjährigen mit Chinin nicht geheilten Infektion im Blute. Am 29. soll er einen Anfall gehabt haben. Er hatte sich selbst noch Chinin vom Vorjahre

[1]) Zusatz bei der Korrektur: Bis Ende März 1904 wurden keine Parasiten gefunden.

aufbewahrt und brachte damit die Parasiten aus dem peripheren Blut; ich fand seither keine mehr. Am 26. IX. hatte er einen Tropica-Anfall, den er wieder mit Chinin kupierte; daß die Vernichtung der Parasiten nicht gelungen war, obwohl er keinen Anfall mehr hatte, bewies die Auffindung 1 Tropica-Gameten im Januar.

27. (29). Klagt oft über Fieber, ist aber durchaus unglaubwürdig; keinerlei Verdacht auf Malaria.

28. (30). Bei diesem Kinde wurde niemals, so lange ich es kenne, nur der leiseste Malariaverdacht rege. Wenn es nicht die kleine Milzschwellung hätte und die bestimmte Angabe der Mutter vorhanden wäre, daß es früher oft Fieber gehabt habe, würde ich eine natürliche Immunität annehmen, so blühend und gesund schaut es unter der Schar der Kachektiker aus, obwohl es stets in diesem Fiebernest gelebt hat.

29. (61). Kein Malariaverdacht.

30. (62). Typische Tropica - Neuinfektion am 15. IX. mit etwa 12 regelrechten Anfällen (jeden 2. Tag) und mehreren sporadischen im Oktober.

31. Kein Malariaverdacht.

32. Hatte am 26. III. bis Ende Juni bei jeder Blutuntersuchung einzelne Tropica - Gameten im Blut; typische Fieberanfälle waren nicht beobachtet; auch wurden keine Ringe gefunden. Während des Sommers wurden weder Fieber noch Parasiten beobachtet.

33. (23). Nichts Sicheres ermittelt, weil er Angst vor dem Blutentnehmen hatte. Soll kein Fieber haben.

34. (24). Kein Fieberverdacht.

35. (25). Hatte im März Tropica-Gameten im Blut, dann nicht mehr. Am 26.—30. VIII. täglich starke Fieberanfälle; im Blut nur spärliche Tropica - Ringe. Am 20. IX. auch Gameten, dann vereinzelte Anfälle mit gleichem Befund, seit 19. X. keine Parasiten. Fraglich ob Recidiv oder Neuinfektion.

36. (26). Ließ sich nie untersuchen bis zum Januar 1903; der Quartana - Befund beweist, daß sie im Sommer infiziert wurde. Fieberte auch nach Angabe der Mutter oft.

37. (27). Wie 36. Trotz der negativen Blutbefunde im Januar glaube ich, daß sie malarisch ist; vergleiche den kolossalen Milztumor.

38. (28). Ließ sich nur selten untersuchen, versteckte sich meist wie ihre Schwestern, nur wenn ich sie zufällig auf der Straße aufgriff und festhielt, konnte ich Blutproben nehmen. Am 26. III. fanden sich spärliche Tertiana-Gameten, am 16. IV. nichts; über Fieber ist mir in dieser Zeit nichts bekannt geworden. Am 20. IX. fanden sich ziemlich zahlreiche Quartana-Parasiten, auch Schizogonie bei 38,5° und keine Gameten, seitdem nicht untersucht bis Januar, wo noch derselbe Blutbefund war.

39. Dieser war sehr ähnlich dem von Nr. 15, nur daß hier an Stelle der Tropica die Quartana trat. Seit dem 26. III. wurden stets spärliche Tertiana - Parasiten, und zwar verschiedene Stadien, nicht bloß Gameten gefunden, ohne daß richtige Fieberanfälle zu konstatieren waren. Im September traten einige schwache Quartana-Anfälle auf (Temperatur am 26. IX. bei angeblich 3. Anfall Max. 38,7°), die bald aufhörten, es blieb dann ein Blutbefund von ziemlich zahlreichen Quartana-Parasiten in verschiedenen Altersstadien mit unregelmäßigen kleinen Temperatursteigerungen. Von Tertiana-Parasiten ließ sich nichts mehr nachweisen. Erst nach der Kur im April tauchte wieder die Tertiana auf und blieb hartnäckig trotz 3 Intensivkuren während des ganzen Sommers bis zum August, um dann spontan zu verschwinden und wieder von der Quartana abgelöst zu werden, die auch nicht mit Fieberanfällen, sondern nur spärlich wie im Herbst 1902 auftrat und von Anfang an Gameten aufwies. Sie war sicher ebenso wie die Tertiana des Jahres 1903 nicht neu erworben, sondern hatte sich in den inneren Organen allen Kuren zum Trotz erhalten.

40. (36). Kein Malariaverdacht.

41. (37). Die mit Chinin behandelte Tertiana recidivierte nicht.

42. (38). Ebenso; die Neuinfektion der Quartana trat am 19. X. auf, nur 4 Anfälle in typischer Weise und 2 sporadische im November, dann von Fieber und Parasiten frei.

43. (39). Die beiden Schwestern (42 und 43) schliefen in einem Bett, schon 1901 hatten sie ihre Tertiana gleichzeitig bekommen, so daß ich damals die Vermutung aussprach, sie könnten von derselben Mücke infiziert sein; diesen Verdacht hege ich auch für die diesjährige Quartana; sie trat in diesem Falle einen Tag früher auf (18. X.); erzeugte dann 3 regelrechte Anfälle und wurde zur Quartana triplicata und schließlich ganz unregelmäßig und sporadisch. Dieser Zustand wurde noch im Januar konstatiert. Ich vermute, daß die Mücke sich von einer der jüngeren Schwestern (44 oder 45) infiziert hatte. Am 19. X. fing ich in der Schlafkammer der beiden Mädchen 16 Anophelen, von denen 4 infiziert waren, und zwar alle mit jüngeren Oocysten am Darm. Am 31. X. war von 34 Anophelen aus demselben Zimmer keine einzige infiziert.

44. (40). Dieser Fall ist besonders interessant, weil hier die spätere Quartana - Neuinfektion nicht die vom Vorjahre erhaltene Tertiana im peripheren Blut zu verdrängen imstande war. Die Tertiana-Parasiten wurden

stets in reichlicher Anzahl gefunden, die Quartana-Formen aber stets spärlich. Eigentliche abgegrenzte Fieberanfälle wurden auch bei diesem Kinde nicht beobachtet, sondern nur häufige Temperaturschwankungen zwischen 37 und 39°; die Quartana-Neuinfektion ändert nicht dieses Verhalten. Nach der Kur im Frühjahr 1903 wurden zwar trotz sorgfältigen Suchens niemals Parasiten gefunden, trotzdem habe ich nicht die Überzeugung gewonnen, daß das Kind von seiner Malaria befreit ist. Wenn auch die Pigmentbefunde im Blut als Ausschwemmungen aus der Milz oder dem Knochenmark zu erklären wären, ohne daß man deshalb das Vorhandensein lebender Parasiten anzunehmen gezwungen wäre, so scheint die kleine Vergrößerung der Milz während des Sommers doch für eine latente Malaria zu sprechen. Eine Entscheidung kann erst das nächste Jahr bringen[1]).

45. (41). Ebenfalls typische chronische Malaria ohne eigentliche Fieberanfälle. Die Quartana-Neuinfektion verdrängt hier wieder die Tertiana-Parasiten. Auch hier kann erst das nächste Jahr die Entscheidung bringen, ob die Malaria durch die Kuren geheilt war[1]).

46. Über das Fieber nichts Genaueres bekannt, im Januar wurden trotz des Quartana-Befundes keine Fieberanfälle beobachtet[1]).

47. (43). Kein Fieberverdacht.

48. (44). Ebenso.

49. (45). In Präparaten vom 14. II. und 26. III. wurden einzelne Quartana-Gameten gefunden. Fieberanfälle sollen seit dem Vorjahre nicht beobachtet worden sein. Im Januar war sie frei von Fieber und Parasiten.

50. (46). Fiebert während des ganzen Sommers sporadisch in echten Anfällen und hat außerdem erhöhte Temperatur. Der Parasitenbefund ist stets spärlich; umgekehrt wie im Vorjahre löst die Tropica im peripheren Blut die Quartana wieder ab. Am 20. III. spärliche Quartana-Parasiten verschiedenen Alters; am 6. IV. ebenso; am 15. IV. keine Quartana-Formen mehr; an ihrer Stelle spärliche Tropica-Gameten und einzelne Ringe, dieser Befund besteht bis zum Januar 1903. Auch bei diesem Kinde bin ich nicht ganz sicher, daß die Malaria definitiv geheilt ist.

51. (47). Hatte bis zum 23. IV. spärliche Tertiana-Gameten im Blut ohne echte Fieberanfälle, dann fehlten sie. Am 28. VII. soll sie einen starken Fieberanfall gehabt haben, dem 4 weitere an den folgenden Tagen folgten (Angaben des Försters). In den eingesandten Blutpräparaten vom 30. VII. waren alle Stadien der Tertiana-Parasiten in ziemlich reichlicher Anzahl zu finden, auch Gameten. Es läßt sich nicht sicher entscheiden, ob eine Neuinfektion vorliegt oder ein Recidiv vom Frühjahr, oder beides kombiniert. Am 20. IX. wurden nur noch spärliche Tertiana-Gameten aufgefunden, am 26. IX. starkes Fieber (41° Max.), es fanden sich jetzt überraschender Weise keine Tertiana-Parasiten, sondern nur spärliche typische Schizogonien von Quartana; auch das Fieber trat jetzt als typische Quartana in 8 Anfällen auf, die dann allmählich in sporadisches Fieber übergingen; am 31. X. fanden sich nur noch sehr spärliche Quartana-Stadien. Im Januar derselbe Befund ohne Fieberanfälle.

52. Über die Fieberzeit nichts Sicheres bekannt. Im Januar hatte er trotz der Doppel-Infektion keine echten Fieberanfälle, sondern kontinuierliche Temperaturschwankungen.

53. Hatte vom 20. VIII. ab 6 regelrechte Quartana-Anfälle, dann sporadische. Am 19. X. nur noch spärliche Quartana-Gameten, am 31. X. keine mehr.

54. Soll seit dem 18. VI. Fieberanfälle gehabt haben bis zum 30. VI. (Notizen des Försters); in den Blutpräparaten vom 21. VI. fanden sich spärliche Tertiana-Formen verschiedenen Alters, derselbe Befund war auch am 12. VII. Ich vermag nicht sicher zu sagen, ob eine Neuinfektion vorliegt, da abgesehen von dem spärlichen Parasitenbefund auch über das Fieber des Vorjahres nichts Sicheres zu ermitteln war. Am. 20. IX. spärliche Gameten der Tertiana, 19. X. ebenso; am 21. X. negativ.

55. (56). Kein Fieberverdacht.

56. (57). Ebenso.

57. (58). Ebenso.

58. (59). Die mit Chinin behandelte Tertiana des Vorjahres recidivierte nicht. Am 23. IV. erster Anfall einer leichten Quartana-Neuinfektion, dem 5 weitere Anfälle folgten. Am 26. IX., 19. X. sehr spärliche Quartana-Stadien, am 31. X. keine mehr.

59. (60). Auch hier war die Tertiana des Vorjahres nicht wieder gekommen. Die Quartana setzte einen Tag vor der der Schwester ein, es besteht also die Vermutung, daß dieselbe Mücke die beiden Kinder infiziert habe. Hier erwies sich die Quartana hartnäckiger (es wurden zirka 10 Anfälle gemeldet) und der Parasitenbefund war auch ein reicherer. Im Januar wurden noch spärliche Gameten gefunden.

60—70 der Liste waren im Jahre 1902 noch nicht im Orte.

---

[1]) Zusatz bei der Korrektur: Bis Ende März 1904 ist das periphere Blut frei von Parasiten.

71. (1). Dieses ist der hartnäckigste Fall von Tropica während der ganzen Beobachtungszeit; ähnlich wie bei manchen Tertiana-Fällen, war im Jahre 1901 die Kur erfolglos gewesen; es traten immer wieder sporadische Fieberanfälle auf, und der Blutbefund wies stets Tropica-Stadien auf; dieser Zustand blieb während des Sommers 1902 kontinuierlich bestehen. Die Fieberanfälle waren ganz unregelmäßig; meistens durch äußere Ursachen (Erkältungen, Verdauungsstörungen) ziemlich plötzlich ausgelöst. Nur vom 15.—26. X. traten täglich regelmäßige, mittelstarke Fieberanfälle auf (bis 39,7 Max.). Die Präparate wiesen zu meiner Überraschung neben dem üblichen Tropica-Befund, bei dem die Ringe nicht zahlreicher als sonst waren, typische Quartana-Schizogonien auf. Am 19. X. waren an Stelle der Wachstums- und Vermehrungsstadien der Quartana spärliche Gameten getreten. Am 31. X. wurden keine Quartana-Parasiten mehr gefunden. Es war augenscheinlich von der Quartana-Infektion des Kindes, das in demselben Zimmer mit dem Vater schlief, eine Mücke infiziert, die dann den Vater infiziert hatte.

72. (2). Die Tertiana-Infektion des Vorjahres war nicht geheilt; bis zum 26. III. wurden noch spärliche Tertiana-Gameten gefunden, ohne daß Fieberanfälle auftraten.

73. (4). Ähnlich wie bei 72; doch wurde am 23. IV. ein starker Anfall und am 24. IV. ein schwächerer beobachtet, seither spärliche Gameten bis zum 18. IV.

74. (3) Bietet ein Beispiel, daß auch die Quartana außerordentlich hartnäckig sein kann. Im Juli des Vorjahres waren die Parasiten nach der Chininkur verschwunden; erst Ende Oktober waren wieder Fieberanfälle aufgetreten mit Quartana-Befunden, aber in so spärlicher Zahl, daß es nicht erwiesen werden konnte, ob diese Erkrankung nur ein Recidiv vom Vorjahre oder eine Neuinfektion war. Während des Jahres 1902 wurden nur sporadische Fieberanfälle und bei gelegentlichen Messungen kleine Temperaturschwankungen beobachtet Der Parasitenbefund war stets gleich; sehr spärliche Quartana-Parasiten der verschiedensten Stadien, einzelne Schizogonien, Gameten usw. bis zum Januar 1903.

Das Gesamtresultat der epidemiologischen Untersuchungen in dem Dorfe Leme während der Jahre 1901 und 1902 ist die Feststellung, daß dieser Ort ein typischer endemischer Malariaherd ist, in dem 50—60% der Einwohnerschaft von der Malaria in allen ihren Arten (Tertiana, Tropica, Quartana) und ihren charakteristischen klinischen Formen (akut, chronisch und latent) ständig befallen ist.

Meteorologische Notizen und statistische Angaben über die Häufigkeit der Anopheles-Mücken aus dem Beobachtungsgebiet während der Jahre 1901—1903.

Durch die neuere Malariaforschung sind unsere Vorstellungen über den Zusammenhang des Klimas und der Malaria wesentlich vertieft, wenn auch noch über viele Beziehungen Unklarheit herrscht. Die wichtigste Errungenschaft in dieser Hinsicht scheint mir die Erkenntnis zu sein, daß die Anophelen nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen die Malariaparasiten in ihrem Körper zur Entwicklung bringen können. Es dürfen aber auch noch andere Beziehungen zwischen der Malaria und dem Klima bestehen; beispielsweise scheint mir die Häufung der Recidive im Menschen zu bestimmten Jahreszeiten auf solche noch nicht näher aufgedeckte Beziehungen hinzuweisen. Da ferner die Malariamücken einen Teil ihrer Entwicklung im Wasser durchmachen, dürfte auch die Verteilung der Regenmenge für die Malaria von Bedeutung sein. Als Material für derartige Gedankengänge gebe ich daher einige Notizen für mein Beobachtungsgebiet, Rovigno und Umgebung.

Der Hauptcharakter des reinen mediterranen Klimas ist folgender: Der Sommer hat die höchsten Temperaturen zusammen mit der größten Trockenheit, der Winter besitzt mittlere Temperatur mit den stärksten Niederschlägen. Sievers teilt das Mittelmeergebiet in drei Gürtel. 1. Die Zone der regenlosen Sommer. 2. Zone der regenarmen Sommer und 3. nördlicher Gürtel mit reichlichem Regen zu allen Jahreszeiten, aber deutlichem Minimum im Sommer,

Maximum im Frühjahr und Herbst. In letzterer Zone liegt unser Gebiet. Die Umgebung von Rovigno hat also noch kein reines Mediterranklima, sondern liegt auf den Übergangsstreifen zwischen der Zone mit Regen zu allen Jahreszeiten und der der sommerlichen Trockenheit.

In den Tabellen S. 442—447 sind zur Erläuterung des Verhältnisses von Temperatur und Regenmenge im Beobachtungsgebiet die täglichen Temperatur-Maxima und -Minima in Rovigno sowie die Niederschlagsmengen (nach den meteorologischen Tagesnotizen der k. k. Kriegsmarine

Zusammenstellung der Niederschlagsmengen in (mm) im Beobach-

Datum	1901												1902			
	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember	Januar	Februar	März	April
1	2,0	8,3	5,0	—	33,1	—	—	—	—	—	—	—	—	34,4	11,6	—
2	—	1,0	4,2	—	—	—	—	2,1	—	—	—	—	—	26,3	—	—
3	—	3,7	45,0	—	—	—	7,2	—	25,2	—	—	—	—	2,5	17,7	1,1
4	—	1,7	3,1	—	2,1	13,0	4,4	—	12,4	17,9	—	10,9	—	24,3	7,8	—
5	—	2,2	—	—	—	0,8	0,2	—	5,3	—	—	—	0,4	0,3	—	—
6	—	0,5	—	—	—	—	7,4	1,9	—	—	—	—	—	7,9	—	—
7	—	9,0	9,5	—	20,3	—	—	—	—	10,9	—	—	—	17,5	—	4,2
8	—	5,0	7,3	—	—	—	—	0,9	—	—	—	—	—	6,4	—	—
9	—	—	0,8	—	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	4,3	—	—
10	—	—	—	1,2	—	—	7,1	—	—	—	—	—	—	1,8	—	—
11	1,8	1,7	—	—	7,1	—	0,7	—	—	—	—	4,7	0,1	2,1	—	—
12	—	0,4	—	7,9	—	—	2,3	0,1	14,5	—	—	—	—	2,7	—	—
13	—	—	4,2	2,0	—	—	—	—	10,0	3,0	—	7,8	4,1	9,3	—	—
14	—	—	—	—	—	0,5	6,8	—	35,0	—	0,2	1,7	0,5	15,7	—	—
15	—	—	4,2	0,2	—	51,3	1,3	13,3	2,9	0,1	7,7	0,6	—	5,8	16,5	—
16	—	—	1,2	1,7	—	17,2	6,7	12,2	12,2	40,1	—	4,0	—	10.0	10,0	—
17	—	—	0,3	—	—	—	—	—	9,2	0,1	—	6,1	—	—	—	—
18	—	—	11,8	—	—	3,6	—	—	—	24.6	5,0	—	—	1,6	—	—
19	—	—	0,7	—	—	28,2	—	—	—	—	1,4	5,9	—	—	—	—
20	0,3	—	9,7	—	—	0,5	10,5	—	—	1,6	—	—	—	—	—	—
21	—	—	8,2	—	—	—	—	3,5	—	10,2	—	19,7	—	0,6	0,2	—
22	—	—	—	—	—	—	—	—	45,9	14,1	—	37,2	—	0,5	—	6,3
23	—	—	—	—	—	0,2	0,5	—	—	6,7	7,9	5,3	—	—	14,5	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—	0,3	0,8	—
25	—	—	0,1	—	0,7	—	—	—	59,2	—	—	8,9	1,6	22,6	1,0	—
26	1,0	—	5,2	1,3	—	5,6	18,3	24,2	0,4	0,1	—	9,0	0,2	0.2	1,8	0,2
27	—	—	12,2	8,9	—	—	—	0,9	—	—	—	0,7	—	4,4	—	13,7
28	—	—	9,5	—	—	—	—	2,5	—	—	—	1,6	3,5	10,8	—	18,2
29	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,6	0,8	—	—	—
30	4,2	—	—	2,2	—	—	—	—	—	3,9	—	—	13,6	—	—	—
31	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	—	—	3,6	—	—	—
Summe =	12,3	33,5	142,2	25,4	65,1	120,9	73,4	61,6	232,2	133,6	25,2	130,7	28,4	212,3	81,9	43,7

für Pola) zusammengestellt. Vielleicht ist es manchem von Interesse, bei der Lektüre der Notizen über die Fieberanfälle, besonders der 1. Recidive und Neuinfektionen, die Temperaturen an den betreffenden Tagen und vorher einzusehen, darum gebe ich die genauen täglichen Daten.

Aus diesen Tabellen ergibt sich, daß die zweite Hälfte des Jahres 1902 auffallend trocken war, also ein rein mediterraner Sommer vorlag und daß diese Trockenheit sich über das ganze Jahr 1903 fortsetzte. Merkwürdig ist nun, daß mit dieser abnormen Dürre des Sommers 1902 in der Malaria des Beobachtungsgebietes eine abnorme Zunahme der Form Hand in Hand ging, die ebenfalls für die südlicheren Gegenden des Mediterrangebietes charakteristisch ist, der Tropica, wenn ich auch vorläufig über einen etwaigen natürlichen Zusammenhang hierbei

mir keinerlei Vorstellung machen kann. Das Jahr 1903 war aber hier in Istrien ein so malariaarmes, wie wohl keines zuvor, nach dem übereinstimmenden Urteile aller mir bekannten Beobachter in dieser Gegend (Ärzte, Apotheker; der Chininverkauf ist angeblich noch nie so gering gewesen in Rovigno) und anderseits ist seit dem Bestehen der meteorologischen Statistik in Pola noch keine so regenarme Periode beobachtet worden. Daß hier ein natürlicher Zusammenhang vorliegt, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Die Anophelen sind als Larven und

tungsgebiet während der Zeit vom 1. Januar 1901 bis 31. Oktober 1903.

1902								1903										
Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	Datum
1,2	—	—	—	0,6	—	—	—	—	2,1	—	—	10,1	0,2	—	—	—	—	1
—	—	4,1	—	—	—	—	—	—	4,9	—	—	0,6	3,0	—	—	—	—	2
—	—	—	1,5	—	2,2	—	—	1,0	—	11,3	—	—	19,9	—	—	—	—	3
7,9	0,1	—	—	—	0,2	—	—	—	—	0,1	—	1,0	8,8	—	—	—	—	4
1,8	3,6	—	—	—	7,9	—	—	—	—	—	14,6	0,2	—	—	—	—	—	5
0,6	—	—	—	3,8	0,8	—	—	—	—	—	—	—	1,0	9,8	—	—	—	6
—	—	—	—	—	16,9	0,5	—	—	—	1,9	—	—	2,2	31,3	—	—	—	7
—	1,0	—	—	—	—	12,0	—	—	—	0,5	43,8	—	1,8	2,4	—	—	—	8
23,2	—	—	—	—	0,1	0,1	—	—	—	—	—	3,1	0,6	0,7	—	—	4,8	9
6,6	8,3	—	—	—	0,3	0,4	—	3,2	—	—	0,8	—	0,3	—	—	—	8,6	10
4,7	2,8	—	1,3	—	17,6	—	—	5,3	—	—	5,2	0,5	6,1	—	—	—	—	11
3,3	—	—	—	—	9,8	—	—	5,7	—	—	—	—	—	—	—	8,3	—	12
1,0	1,7	—	—	—	—	—	—	3,7	—	—	—	—	6,0	—	—	2,7	4,4	13
—	—	—	—	12,1	—	—	—	—	—	—	1,3	—	—	2,1	—	1,9	—	14
—	—	—	—	1,0	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—	5,4	—	15
—	12,7	—	—	—	—	—	—	—	—	16,1	22,8	—	—	—	—	18,6	—	16
—	—	2,4	—	—	15,9	—	—	—	—	1,0	21,5	—	2,1	—	—	2,9	4,3	17
—	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	0,8	—	—	—	—	—	—	18
20,1	—	—	—	—	—	6,0	—	—	—	—	—	—	4,8	—	12,3	—	0,2	19
14,1	15,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	2,8	20
—	5,0	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,9	—	—	—	—	21
—	0,5	—	—	—	37,0	—	—	—	—	—	—	—	2,1	—	—	—	11,2	22
0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15,9	—	—	—	—	—	2,5	23
—	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,0	0,4	—	—	—	—	3,5	24
—	2,1	1,1	—	—	—	16,9	—	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	25
—	—	—	—	—	—	15,5	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	26
—	—	—	0,1	—	16,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,7	1,5	27
—	—	3,3	—	2,4	9,9	—	0,3	—	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—	28
—	—	—	—	3,8	—	—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—	—	29
—	—	—	—	—	—	—	7,6	—	—	—	—	0,4	—	0,9	—	—	2,7	30
—	—	—		—	—	—	—	—	—	25,2	—	4.2	—	7,5	—	—	8,1	31
85,0	53,9	11,1	2,9	23,7	135,4	51,4	7,9	18,9	9,2	56,5	128,1	20,6	62,3	55,2	12,3	40,5	54,6	

Puppen ja Wassertiere, und wenn kein Wasser da ist, können sie sich nicht vermehren. In der Tat habe ich selbst im Jahre 1903 nur von ganz wenigen Neuinfektionen im ganzen Gebiet um Rovigno erfahren; die meisten Fieberanfälle waren sicher nur Recidive vom Vorjahre. Im Dorfe Leme habe ich selbst und mein Assistent während des ganzen Sommers 1903 trotz häufigen Suchens nicht eine einzige Anophele gesehen und vom Mai ab auch keine Larve mehr im Dorfteich beobachtet. Übereinstimmend mit diesen Befunden gestaltet sich eine Zusammenstellung der monatlichen Anophelesfänge in meinem Fangraume in Rovigno. Zu ihrer Erläuterung sei erwähnt, daß ich seit meiner Ankunft in Rovigno eine sorgfältige Anopheles-Statistik geführt habe und in meiner Abwesenheit durch meinen Präparator führen ließ. Eine

Tägliche Temperaturangaben in Celsius-Graden
Gemessen von der zoologischen Station in Rovigno.

Datum	Januar		Februar		März		April		Mai		Juni	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
1901												
1	11	6	5	−1	9,5	3	14	8	18	9,5	24	18
2	9	1	11	1,5	11	7	16,5	8,5	14	9	25	18,5
3	5	−5	11	4	11	6	14	7	17	9,5	24,5	18,5
4	−2	−7	9	2,5	11	5,5	14	7,5	18	9,5	26	18,5
5	−2	−9	11	5,5	10,5	2	16	9,5	20,5	9,7	26	17,5
6	−2	−8	10	4	9	2	18	11	21	10,5	23	16
7	0	−7	11	3	12	3	16	7	22	13	24	16
8	2	−3	8	2	11	4	16	9	16	10,5	24	18
9	4	−4	8	2	10	5	16	8	20,5	12	24	17,5
10	5,5	−3	8	0	9,5	5	15,5	0	20	11	25	18,5
11	5	−2	7,5	0	14	7,5	17	9	20	12,5	24	18
12	6	0	7,5	−1	15	6,5	18	10	18	13	24	19
13	7	1	5	−5,5	14	4	17,5	10	23	14	26	20
14	9	−2,5	2,5	−4	12	5	15,5	6,5	24,5	10,5	25	19
15	5	−3	2	−7	13	5,5	14,5	8	22,5	12	25	21
16	7	−3	0	−8	15	7	18	11	21	11	24	18
17	6,5	−3	1	−7	14	6,5	18	5	22,3	13	22	15,5
18	7	−1	3	−3	14	8	14	6	22	12	22	16
19	7	−1	6	−3	13	8,9	14	4	22	14	21	14
20	8	−2,5	2	−5	15	10,3	16	5	22	12	22	12
21	8	2,5	3	−6	15	8	14	6	25	14	24	14,5
22	9	2	−1	−6	10	7,5	17	8	21	13	25	15
23	10	1	3,5	−4	13	2	17	8	21	13	22,5	17
24	10,5	1,5	6	−2	9	1	16,5	8	21,5	13	23	18
25	9	2	9	−1	9	3	16,5	7,5	22	13	25	19
26	9,5	2	10	0	9	3	15	7	22	15,5	26	20
27	8,5	1	9,5	0	10	4	16	7,5	22	14	26	19
28	8,5	3	8,5	1	11	4	21	11	22	15	24	18,5
29	11	4			12	3	20	9,5	22	16	24,5	18
30	13,5	2,5			7	0	19	10	26	16,5	24	19
31	6,5	0			11	5			27	17,5		
1902												
1	10	4,5	10	2,5	15	10	13	6	17	6	24,5	14,5
2	10	3,5	8	2	17	9	16	7	18	7	25	14
3	11	4	11	4	17	7	18	10	19	10	24	14,5
4	10	3	10	5	16	7	18	10,5	18	11	24	15,5
5	10,5	3	7	1	11,5	4	18	11	20	11	24	15
6	10,5	3	9	1	10	1,5	17	11	20	7,5	24	15,5
7	10	3	10	5	10	1	18	10,5	18	7	23,5	14,5
8	8	2,5	11	5,5	12	3	17	6	18	7,5	25	16,5
9	10	1,5	14	8,5	13	5	14,5	5	20	8	24	14,5
10	8,5	1	14	7	14	4,5	14	5	15	8	24	15,5
11	8,5	1	13	7	12	1	15	5,5	15	9	24,5	16
12	9	3	13	8	9,5	2	16,5	6	17,5	9	24	15
13	9	2	14	8	10	2	19	9,5	17	8	23,5	15,5
14	9	4,5	15	7,5	12,5	4	22,5	10	18	10	23	16,5
15	11	1	13	4	11	3	19	7	19	9,5	23	12
16	5	−1	11	5	13,5	6,5	25	11	17	8	24	15
17	6	0	11	4	12	3,5	20	13	18	9	22	12
18	9	2,5	12	4	12	3	21	11	20,5	9,5	20,5	11
19	10	3	11,5	3,5	12	6	20	11	20	10	23	14
20	10	1,5	11	4	13	5,5	20	10	18,5	7,5	25	14
21	8	2,5	11	3,5	14,5	6	19	10	15,5	8,5	23	13
22	9	3	13	5,5	14,5	7	20	11	19	9	20	14
23	9	3	12	4	12	7	21	12	19	8	24	14
24	9	4,5	9,5	4,5	17	8	20	11	19	7,5	25	14
25	10	5	12	5	14	5,5	19	9	20,5	9	26,5	14
26	12,5	5,5	13	7	13,5	5	20	10,5	18	11	25	14
27	9,5	−1	13	8	15	5	21	10	20,5	12	25	14
28	7	1	14	8	15	5	21	8	22	11,5	25	14
29	11	5			15	7	13	6	23	12,5	26	16
30	9	2			16	7	14,5	5,5	23	13	26,5	16
31	10	5,5			15	5,5			23,5	14,5		

des Maximum- und Minimum-Thermometers während der Jahre 1901—1903.

(Höhe des Thermometers über dem Erdboden 1,5 m).

Juli		August		September		Oktober		November		Dezember		Datum
Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	
						1901						
24,5	20	27	21	22	17,5	21	13,5	15	6	8	1	1
27	20,5	27	20	23,5	19	20	13,5	11,5	5,5	11	2	2
25,5	20	27	19	23	18	22	13	10,5	4	11	4,5	3
25	19,5	28	18	24,5	17	20	14	11	4	12	4	4
24	18	28	18	22	16	22,5	15,5	10,5	3	11	3	5
24	18	26	19,5	23	16,5	19,5	14,5	20	3	7	−1	6
24	12	26	19	23	16,5	19	16	11	4	6	−1	7
24	16	25	19	23	17	23	9	12	4	8	0,5	8
25	18	25	18	22	16	16,5	9	14	4	9	3	9
25	19,5	25	19,5	22	16	19	11	15	6,5	12	4,5	10
24,5	16	26	19,5	23	17	19	8,5	12	6	11	4	11
24	17	27	19,5	23	17,5	16,5	9	13	6	10	0	12
24	17	27	19	25	17	16	9	14	7,5	10	0,5	13
24	17,5	26	20	22	15	17	9	15	8,5	14	7	14
24	17,5	28	19	22	12,5	19	12	17	11,5	11	6,5	15
24	19	26	19	22	9	18,5	12	16	12	11,5	5	16
25	18	25	19	20	12,5	17	13	19	11,5	12	5,5	17
25	19	28	19	21	14,5	19	13,5	19	8	14	8	18
27	17,5	25	19	22	15	18	13	14	3	13	7,5	19
26	19,5	26	18	22	14	17	13,5	11	5	14	7,5	20
26	19	26	19	21	15	21	14,5	12	4,5	15	7	21
26	20,5	25	17,5	21,5	16	21	14	11	6	13	7	22
26,5	20,5	24	18	21,5	14	21	13	13	7,5	11,5	7,5	23
26	20	24	18,5	22	15	19,5	12,5	13	2	12	8	24
26	20	24	19	22	16	19	10,5	7,5	1,5	12,5	7	25
26,5	20,5	24	18	22	14	17	8	6	2	13	9,5	26
26	16	24	18	21	14	16	9	7,5	2	13,5	8	27
25	19	24	18	22	14	16	10	7	−1	13	5	28
26	19	23	17,5	21,5	14	15	9	7	−1	11	3	29
27	19	22	15	22	13	17	8,5	8,5	1	11	3,5	30
26	21	22	17			17	12			11,5	4	31
						1902						
28	17,5	23	19	25	18	22,5	14	15	7	16	8	1
29,5	18	26,5	19	25	18,5	23,5	13	14	7	13	8	2
29,5	18	26	17	25	18	22	13	14	7	12,5	7	3
27	15	25,5	17	24,5	18	20	13,5	13	5	12	5	4
23	16,5	25	17,5	26,5	18	22	14	12,5	6	11	0,5	5
23,5	18	25	19	25,5	19	23	13,5	14	8	7	0,5	6
24	19	26	19	25,5	18	21	13,5	15	9	7	0	7
25	19	27	20	23,5	16	20	11,5	17	10,5	6,5	−1	8
25	19	27	20,5	24,5	16	18	11	16,5	10	5,5	−1	9
26	20	26	20	23	16	21	14,5	16	9	7	−1	10
27	21,5	26	19	24	17,5	22,5	15	16	7	6	−1	11
25,5	16	25	18	26	18,5	21	16	13	6	6	−1	12
24	17	25	14,5	26	21	22,5	14,5	12	5	7	−1	13
24	17	22	13	25,5	15	20	11,5	12	3	10	0	14
24,5	18	22	16	26	16	18,5	14	12	3	9	1	15
25	20	23	16	24	14,5	19	14	11	3	7	0	16
26	20,5	25	18,5	23	16	20	14	11	3	8	0	17
27	20,5	25	18,5	22	17	21	8	8	1	8	0	18
26,5	21	25	19	23	14	14	7	5,5	0	10	1	19
26,5	20,5	26	18	21	12	17	10,5	6	0	9	1	20
25	20	25,5	20,5	20	14	16	9,5	10	3	9	1,5	21
25	19	28	18	21	13	18	11	8	0,5	9	−1	22
25	18	25	14,5	21	11	17	7	7	−1	9	0	23
25,5	18	25	14	19	10,5	13	6,5	7,5	2	7	−3	24
25	18	24,5	15	18	10,5	13	7	8	2	6	−3,5	25
24	16,5	23,5	16	19	10,5	14,5	7,5	11	8	5,5	0	26
25	18	24	17	22	12,5	15	7	13	5	8,5	1	27
26	20,5	25,5	17	20	11	15,5	8	11	5	8	1,5	28
27	18	25,5	18,5	22	13	13	8	12	4	10	5	29
24,5	15,5	26	19	19	14	16	9	12	4,5	11	6	30
24	15	25,5	18,5			14	8					31

Datum	Januar		Februar		März		April		Mai		Juni	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
						1903						
1	12	3	9	4	14	7,5	13	5	19	11	24	14
2	9	−1	11,5	6,5	13	6	14	4	20	12	24,5	17
3	8	−1	12	3	13	6	13,5	5	20	12	25	15
4	8	3	10	1,5	13	5	15	7	20	11	26	17
5	9	5	9	0,5	11,5	2,5	14	4	20	10,5	25	15
6	10	5,5	9	0	10	3	15,5	5,5	20,5	10,5	23,5	12
7	10	6	8	0	10,5	4	14	3	20	11,5	22	15
8	11	7	9	1	13	4	16	4	23	12	23	12,5
9	12	6	8	2,5	10	5	15	5	22	12	22	13
10	12	7	11	4	11,5	3	12	6	22	12	22,5	15
11	14,5	8	9	1,5	11	1,5	15	6	20,5	10	23,5	14,5
12	15	10	8,5	2	9	2,5	13	5	20,5	12	24	14
13	14	6	9	4	9	2	16	8	19,5	12,5	23	15
14	9	2	10	2	10	2	17	10	20,5	10	23,5	14
15	7	−2	9,5	3	12	3	14	3	19,5	9	22,5	14
16	5	−3	9,5	2	13,5	6	13	3	19,5	11,5	21,5	15,5
17	3	−3,5	8	−2	13	8	15	6	21	11	21	15
18	3	−5	5	−3	16	5	12	4	21	12	21,5	14,5
19	2,5	−4	6	0,5	12	5,5	13	2	23	12	23	16
20	4	−3	8	1	16	5	10,5	4	22	11	22,5	14,5
21	5	−1	8	2	12	4	12,5	5	20	11	22,5	16
22	6	−4	12	2	12,5	4	15	7	22	12	22,5	15,5
23	4	−1	13,5	2	13	5	17	9,5	23	13,5	23	15
24	7	1	14	6	13	6	16	7,5	22	13	24,5	13,5
25	8	−1	14,5	7	15	7	17	7,5	24,5	13	22	16
26	7	0	15	6	14	5	16	9	23	13	23	16
27	7	0	12	5	15	8,5	15	7	22,5	12	23	16
28	7,5	1	10,5	4	16,5	10	16	7	23	13	23,5	16,5
29	8	1			16	9	18	9	23	13	23	16,5
30	10	0,5			17	9	17,5	10	23	14	23,5	16
31	8,5	0			16	8,5			23	15		

dunkle Kammer des Erdgeschosses der zoologischen Station zu Rovigno wurde als Fangkammer benutzt; sie liegt gegen Landwinde geschützt nach der Meeresseite des Hauses; die Tür ist nur durch einen kleinen Vorgarten und die Fahrstraße vom Meere getrennt; da der Eingang also nur von Winden, die vom Meere her kommen, getroffen wird, kann von einem Hereintragen der Mücken durch den Wind keine Rede sein. Morgens vor beginnendem Tageslicht und abends vor und nach Sonnenuntergang ziehen nun täglich im Winter und Sommer etwa die Hälfte sämtlicher Bauern von Rovigno in stets gleicher Zahl auf der Straße mit ihren Eseln und Maultieren an dieser Fangkammer vorbei in die Campagna und kehren abends in die Stadt zurück; dicht neben ihr sind überdies noch mehrere Eselställe. Diese Bauern bringen nun, wie ich schon in meiner Tertianaarbeit dargelegt habe, an sich selbst und besonders an den Eseln aus allen Teilen der Campagna abends die Mücken mit heim, die, nachdem sie sich auf dem Wege vollgesogen haben, nun am Eingang in die Stadt (hier liegt die zoologische Station) abfliegen und zur ungestörten Verdauung einen dunklen Schlupfwinkel aufsuchen. Ein solcher war die erwähnte Dunkelkammer, deren Tür bis zum Morgen stets offen stand und deren Mückeninhalt dann regelmäßig täglich morgens (die Ausnahmen sind in der Tabelle angeführt) untersucht wurde. Da die Art der Mückeneinschleppung stets gleich blieb, kann ich die Fangresultate wohl als statistische Stichproben verwerten. In der beifolgenden Übersicht habe ich nun zur Prüfung der Frage, ob diese Fangresultate irgendwie mit den klimatischen Verhältnissen in Beziehung stehen oder durch sie bedingt sind, die mittleren monatlichen Temperaturmaxima und -minima, die Summen der monatlichen Niederschläge (nach den meteoro-

Juli		August		September		Oktober		November		Dezember		Datum
Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	
						1903						
24	16	24	15	24	16	21	14					1
24	18	23	16	25	17,5	21	13					2
24	16,5	24,5	17,5	25,5	16,5	23	16					3
24,5	18,5	24,5	17	25,5	17	22	16					4
25	19	25	17	25	16	22	15,5					5
24,5	20	24	17	25	17	21,5	16					6
25	19	25	19	25	17	23	15					7
23	12	25	19,5	25	17	21,5	15					8
19,5	11	24,5	19	25	18	21	15					9
20	11	26	19,5	24,5	18	22	15					10
25	16	26,5	19,5	24	17,5	18,5	9,5					11
25	16	27	19	24	20	17	11					12
24	17	26	20	25	18	18,5	13					13
25	17,5	27	20	27	19	19,0	11					14
27	18	26,5	20	23	14	18,5	12					15
25,5	17,5	27	21	22	12	20,5	14					16
25	19	26	18	21	12,5	20,0	16					17
25,5	20	25	16	19	11,5	20,0	8					18
26	20	25	18	19	12	14,0	8					19
27	22	25	14	18,5	11	16,0	6					20
26,5	20	23,5	15	19	11	15,0	7					21
25	18,5	23	16	20,5	12	15,0	8					22
24,5	17	24,5	17	20	12	18	12					23
24,5	18	25	18	19	10	18	11					24
25	16,5	25	18	20,5	10	16	7					25
25	17,5	25	18	20	10,5	14,5	7					26
24	19	25	18	19	11	14	7					27
22	16	24,5	15	20,5	13	17	9					28
24	16	24	17	22	15	18,5	13					29
24	19	24	18	21	14	19,5	14					30
26,5	19	23	17			19	13,5					31

logischen Daten der k. k. Kriegsmarine in Pola) und die Summen der monatlich gefangenen Anophelen zusammengestellt. Ich glaube, daß die Tabelle trotz ihrer Lücken eine Bestätigung der vorhin aufgestellten Behauptung, daß die Malariaarmut des Jahres 1903 von der Trockenheit bedingt war, darstellt.

Monat	Lufttemperatur in Celsiusgraden, Angaben des Max.- u. Min.-Thermometers		Summe der monatlichen Niederschläge in mm	Summe der monatlich in der Fangkammer erbeuteten Anopheles-Mücken
	Mittl. Maximum	Mittl. Minimum		
1901				
Januar	6,6	–0,2	12,3	nicht untersucht
Februar	6,6	–0,4	33,5	nicht untersucht
März	11,1	5,3	142,2	nicht untersucht
April	15,8	8,7	25,4	21 ♀ [1]), 2 ♂; regelmäßig untersucht
Mai	20,9	12,7	65,1	45; es fehlen 5 Tage
Juni	25,6	16,9	120,9	52, 4 ♂; es fehlen 6 Tage
Juli	26,6	17,7	73,4	86, 5 ♂; regelmäßig untersucht
August	26,6	17,9	61,6	168; 12 ♂; regelmäßig untersucht
September	22,4	15,4	232,2	216, 23 ♂; es fehlen 5 Tage
Oktober	18,6	11,9	133,6	132, 2 ♂; es fehlen 7 Tage
November	12,1	6,0	25,2	56; regelmäßig untersucht
Dezember	11,7	5,0	130,7	12; regelmäßig untersucht
Summe	17,1	9,7	1056,1	

[1]) Die erste Ziffer bezieht sich überall auf die Summe der Weibchen.

Monat	Lufttemperatur in Celsiusgraden, Angaben des Max.- u. Min.-Thermometers		Summe der monatlichen Niederschläge in mm	Summe der monatlich in der Fangkammer erbeuteten Anopheles-Mücken
	Mittl. Maximum	Mittl. Minimum		
1902				
Januar	9,5	2,4	28,4	2; regelmäßig untersucht
Februar	10,5	5,2	212,3	10; regelmäßig untersucht
März	12,3	5,3	81,9	48; regelmäßig untersucht
April	16,8	9,3	43,7	62, 3 ♂; es fehlen 5 Tage
Mai	17,0	9,7	85,0	36; es fehlen 6 Tage
Juni	22,5	15,0	53,9	84, 4 ♂; es fehlen 4 Tage } In meiner Abwesenheit von meinem Präparator untersucht.
Juli	26,9	17,5	11,1	254, 28 ♂; es fehlen 5 Tage
August	26,8	17,7	2,9	96, 6 ♂; es fehlen 3 Tage
September	24,0	15,5	23,7	84, 10 ♂; es fehlen 4 Tage
Oktober	18,2	8,6	135,4	26, 1 ♂; es fehlen 2 Tage
November	11,7	5,4	51,4	9; regelmäßig untersucht
Dezember	8,8	2,1	7,9	0; regelmäßig untersucht
Summe	17,1	9,5	737,6	

Monat	Lufttemperatur in Celsiusgraden, Angaben des Max.- u. Min.-Thermometers		Summe der monatlichen Niederschläge in mm	Summe der monatlich in der Fangkammer erbeuteten Anopheles-Mücken
	Mittl. Maximum	Mittl. Minimum		
1903				
Januar	8,0	2,1	18,9	0; regelmäßig untersucht
Februar	10,2	3,0	9,2	0; regelmäßig untersucht
März	13,2	5,8	56,5	4; regelmäßig untersucht
April	13,3	6,3	128,1	12; es fehlen 5 Tage
Mai	19,8	12,4	20,6	28; es fehlen 2 Tage
Juni	22,6	15,2	62,3	nicht untersucht
Juli	25,8	17,4	55,2	32, 2 ♂; regelmäßig untersucht
August	27,7	17,9	12,3	23, 5 ♂; es fehlen 3 Tage
September	24,2	15,3	40,5	15, 2 ♂; es fehlen 5 Tage
Oktober	19,7	12,5	54,6	28; es fehlen 6 Tage

Vorstudien für die antimalarische Aktion im Dorfe Leme.

Nachdem durch das Studium der Malaria im Dorfe Leme während zweier Jahre ein genügend klares Bild über die Verbreitung derselben in der Einwohnerschaft gewonnen war und die abgeschlossene, verkehrsarme Situation des Dorfes die Möglichkeit einer vollständigen Überwachung desselben zu gewährleisten schien, wurde im Frühjahr 1903 eine antimalarische Behandlung des Dorfes vorgenommen nach den Ideen von R. Koch, die er durch seine Schüler zurzeit auch an verschiedenen Orten durch das Experiment prüfen ließ. Ursprünglich bestand die Absicht, das Experiment in Leme genau nach der Vorschrift R. Kochs auszuführen, d. h. die malarischen Bewohner während der mückenfreien (richtiger mückenarmen) Zeit in eine genau vorgeschriebene Chininkur zu nehmen, um auf diese Weise festzustellen, ob es möglich

ist, alle Parasiten im menschlichen Körper in dieser Zeit zu vernichten. Wenn dies möglich wäre, könnten sich keine Mücken mehr infizieren und die Malaria wäre ausgerottet.

Meine eigenen Vorversuche im Jahre 1901 hatten mir nun die Überzeugung verschafft, daß es nicht möglich wäre, selbst bei einer strengen dreimonatlichen Chininbehandlung in allen Fällen alle Malariastadien aus dem menschlichen Körper zu entfernen. Ich fand, daß besonders manche hiesigen Tertianaformen der Kur Widerstand leisten. In dem Blut meines von mir selbst sorgfältig chininisierten Dienstmädchens fand ich nicht nur wohlerhaltene Tertianagameten, sondern konnte auch noch Mücken mit dem Blut infizieren (im Gegensatz zu den Experimenten, die Schoo in Holland machte; näher auf diese Differenzen komme ich in meinen weiteren morphologischen Arbeiten über Malaria zurück); endlich beobachtete ich bei demselben Individuum auch nach einer zweiten strengen Kur noch ein typisches Recidiv. Ich fand als nicht unwahrscheinliche Erklärung der Recidive nach langen Intervallen sowohl als der Widerstandsfähigkeit gegen die Kuren die Langlebigkeit der Makrogameten und ihre Fähigkeit, sich nach langer Zeit durch Parthenogenese zu vermehren. Ein besonders interessanter Fall, den ich in Triest studieren konnte, gibt nun noch eine zweite Erklärungsmöglichkeit für diese beiden Erscheinungen, es scheint nämlich, daß das Chinin in manchen inneren Organen nicht auf die Parasiten einwirkt, obwohl es dieselben im peripheren Blut zerstört. Der Mann, bei welchem ich diese Tatsache konstatieren konnte, war ein Schiffskoch, der angeblich sich vor einem Jahre in den Tropen mit Malaria infiziert hatte, er soll nach den Angaben, die von dem Schiffsarzt stammten (Sicheres ließ sich über die Vorgeschichte nicht ermitteln) mit Tropica infiziert worden sein. Der Mann war angeblich von Anfang an mit Chinin behandelt und hatte bei der Aufnahme in das Krankenhaus ausgesagt, daß er schon wiederholt Chininkuren auf dem Schiffe durchgemacht habe, aber immer bald nach Beendigung der Kur wieder Anfälle hätte. Da er keine Mittel hatte, bat er um Aufnahme in das Krankenhaus, um durch eine gründliche Kur womöglich von seiner Malaria ganz befreit zu werden. Er wies, als er aufgenommen wurde, nach den Untersuchungen der Krankenhausärzte keine Parasiten im peripheren Blut auf, auch konnten keine Fiebererscheinungen bei ihm beobachtet werden, die Milz war eben unter dem Rippenbogen palpabel. Trotzdem erhielt er eine strenge Chininkur durch zwei Wochen und zwar 1 Gramm Chin. bimur täglich. Am 28. November 1902 wurde mir von diesem Manne berichtet und derselbe vorgestellt; er sah durchaus nicht malarisch aus; ich machte eine Reihe von Blutpräparaten und fand keine Spur von Parasiten. Die Ärzte meinten, daß wohl überhaupt keine Malaria vorliege und ordneten die Entlassung des Mannes an. Auf meinen Vorschlag und mit Einwilligung des Mannes entschloß sich nun der behandelnde Arzt zur Entscheidung der Frage, ob überhaupt Malaria vorliege, eine Milzpunktion vorzunehmen, da der Mann absolut weiter behandelt sein wollte. Wenn er Malaria gehabt hätte, konnte man erwarten, in der Milz Pigment zu finden. Die Präparate aus dem Milzblut ergaben nun bei der sofortigen Untersuchung am lebenden Objekt und in den gefärbten Ausstrichen zu meiner größten Überraschung eine ganz enorme Fülle von normalen Tertianparasiten in allen Entwicklungsstadien, vom kleinsten Ring alle Wachstumsstadien, in jedem Präparat ca. 20 Schizogonien, Makrogameten, entwicklungsfähige Mikrogametocyten, kurz alles was man bei einem echten Recidiv findet, nur selten in solchen Quantitäten und das, nachdem der Mann durch zwei Wochen täglich 1 Gramm Chinin in Lösung erhalten hatte und auch an diesem Tage vor 4 Stunden genommen hatte; während also das Chinin im peripheren Blut die Parasiten zerstört hatte, übte es in der Milz selbst auf Stadien, die sonst stets vernichtet werden, gar keine morphologisch wahrnehmbaren Veränderungen aus. Wie dies zu erklären ist, darüber ver-

mögen wir bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nichts Sicheres auszusagen; vielleicht bietet dieser Fall aber Veranlassung zur experimentellen Prüfung des Verhaltens von Chinin zur Milz. Es wäre ja denkbar, daß bestimmte Zellen des Milzgewebes das Chinin verankern, oder auch, daß infolge der Malaria in der Milz tote Räume geschaffen würden, wo das Blut sich anstauen könnte und wo dann bei einem geringen oder ganz fehlenden Flüssigkeitswechsel und Austausch auch das Chinin nicht hingelangte. Jedenfalls bietet dieser Fall die Möglichkeit, die Fälle sogenannter latenter Malaria, das plötzliche gelegentliche Auftauchen der Parasiten im peripheren Blut und das Auftreten der Recidive nach langen Intervallen ohne vorhergehenden Parasitenbefund in ähnlicher Weise sich entstanden zu denken. Wir haben jetzt einen Beweis dafür, daß in der Milz Parasiten sich vermehren können, ohne daß sie im peripheren Blut nachzuweisen sind und ohne daß sie klinische Erscheinungen hervorrufen.

Ich gebe nun noch ein zweites Beispiel für die Widerstandsfähigkeit der Tertianparasiten gegen eine strenge Chininkur, die besonders deswegen von Interesse ist, weil sie sich auf eine sichere Neuinfektion bezieht, die von Anfang an gleich korrekt behandelt wurde, wodurch bewiesen wird, daß nicht allein die chronische oder recidivierte Malaria zuweilen schwer zu heilen ist. Der Fall ist besonders beweisend, weil er einen Arzt und Malariaforscher selbst betrifft. Ich verdanke ihn der Liebenswürdigkeit meines geehrten Freundes, des Herrn Dr. Fritz Kerschbaumer; es handelt sich um seine eigene Person. Seine Tertiana-Neuinfektion hatte ich im Jahre 1901 selbst eingehend studiert und in meiner Arbeit S. 354 beschrieben; es war einer der wenigen Fälle, wo ich die Schizonten schon vor dem ersten Anfall fand. Dr. Kerschbaumer fühlte sich am 15. Juni unbehaglich; ich fand ganz spärliche junge Schizonten; wie erwartet trat am 17. Juni zur rechten Zeit ein Anfall ein, er war aber nur schwach (Temperaturen: 6 p. m. : 37°; 8 p. m. : 37,7°; 9 p. m. : 38,7°; 10 p. m. : 38,7°; 12 p. m. : 38,5°; 3 a. m : 37,5°; 6 a. m. : 36,7; 7½ a. m. : 36°; Beginn des Hitzestadiums 6 p. m.; Schweiß 11½ p. m.). Am 18. nachmittags 3 Uhr nahm er 1 Gramm Chin. bisulf. in Lösung, dasselbe Quantum dann täglich um dieselbe Zeit bis zum 24. Juni und gebrauchte dann die übliche prophylaktische Dosierung nach Koch den ganzen Sommer hindurch; er hatte seitdem keine Anfälle mehr, die Parasiten waren bereits am 18. Juni aus dem peripheren Blut verschwunden. Im Jahre 1900 hatte Dr. Kerschbaumer am 3. August eine typische Tropica-Neuinfektion erworben, die durch die sofortige Behandlung mit 1,5 Gramm-Dosen von Chinin. bisulf. geheilt war und in den nunmehr drei Beobachtungsjahren nicht recidiviert ist. Ende des Sommers 1901 verließ Dr. Kerschbaumer Rovigno und siedelte in eine ganz fieberfreie Gegend, nach Laufen bei Ischl in Ober-Österreich über. Dort bekam er am 22. Juni ein typisches Tertiana-Recidiv, das sich am 23. Juni wiederholte, also Doppeltertiana geworden war und nun durch täglich 1,5 Gramm-Dosen Chinin kupiert wurde. Über die möglichen Ursachen der Recidiv-Auslösung schreibt mir Dr. Kerschbaumer, daß er am 21. Juni den ganzen Tag bei Regen im nassen Grase bei Arbeitern gestanden und dann bei 8° C. mit nassen Kleidern und Schuhen eine Stunde lang bei offenem Fenster sich aufgehalten habe. Ferner teilt er mit, daß er nach dem Tropica-Anfall 1900 sich bald wieder ganz wohl gefühlt habe, daß aber nach der Tertiana 1901 die Rekonvaleszenz nur langsam erfolgt sei, er habe während des ganzen Jahres eine Scheu vor körperlichen Anstrengungen gehabt und bei solchen immer eine vorschnelle Ermüdung gespürt. Nach dem Recidiv 1902, das er mit höheren Chinindosen behandelte, fühlte er sich wieder frisch und gesund.

Eine weitere Bestätigung der in meiner Tertianaarbeit festgestellten Tatsache, daß manche Fälle der istrischen Malaria, besonders der Tertiana, dem Chinin widerstehen, gibt auch

die vor kurzem erschienene Arbeit von Frosch[1]) über die Malariabekämpfung in Brioni, welche den Nachweis bringt, daß die Malariaparasiten in der präepidemischen Periode nach der Methode der Kochschen Chininbehandlung nicht ganz zu vernichten sind. Einige Tertianen recidivierten hier hartnäckig jeder Kur zum Trotz weiter, wie bei meinen Beobachtungen; ja auch die Chinininjektionen, die, wie mir Herr Oberstabsarzt Dr. Krumpholz in Pola mitteilte, an den auf Brioni nicht kurabelen Fällen nach ihrer Überführung nach Pola dort vorgenommen wurden, nützten nichts. Frosch sagt S. 29 seiner Arbeit: „Die nunmehr zweijährigen Beobachtungen lassen deutlich erkennen, daß der istrischen Tertiana, namentlich in veralteten Fällen eine Hartnäckigkeit innewohnt, der sie der in den Tropen erworbenen Tertiana an die Seite stellt.“

Dasselbe dürfte auch der Versuch beweisen, den Bludau[2]) in Puntacroce unternahm und der damit endete, daß im Herbst 1901 die ganze Bevölkerung nach seinen Untersuchungen malaria- und parasitenfrei war. Der Sanitätsinspektor von Istrien, Herr Dr. von Celebrini, der denselben Ort im Jahre 1902 untersuchte, teilte mir nun mit, daß zahlreiche Recidive dort in diesem Frühjahr vorgekommen wären und daß daher die Epidemie wieder in ungeschwächtem Maße wüte. Es können doch wohl nicht im Jahre 1901 alle Personen von Malaria befreit worden sein, obwohl sie weder Fieber hatten noch Parasiten aufwiesen, eine Vermutung, die auch Bludau bereits ausspricht (S. 81).

Nach diesen Auseinandersetzungen dürfte es verständlich sein, daß ich mir für die Vernichtung der Malariaparasiten in Leme in der präepidemischen Periode, denn um die Prüfung dieser Idee handelte es sich zunächst nur, von der Chininbehandlung allein keinen vollständigen Erfolg versprach. Außer der reinen Chininbehandlung war nun durch einen der bedeutendsten italienischen Malariaforscher, Grassi[3]), eine Kombination von Chinin, Arsen und Eisen nach seinen Versuchen in Ostia sehr warm empfohlen worden. Herr Professor Grassi hatte mich in Rovigno selbst besucht und mir auch mündlich diese Kombination als sicherstes Antimalaricum gerühmt; er empfahl uns zur Kenntnisnahme seiner Wirkung den Besuch der dalmatinischen Ortschaft Nona, die im Sommer 1902 mit diesem Mittel durch die dortige Regierung mit bestem Erfolge behandelt sein sollte und vermittelte bei dem Fabrikanten der unter dem Namen „Esanofeles“ in den Handel gebrachten Kombination von Chinin, Arsen, Eisen, Herrn F. Bisleri in Mailand, das Angebot, daß dieser das Medikament, wenn ich es zu einem Versuch verwenden wollte, in den nötigen Quantitäten kostenlos zur Verfügung stellen würde.

Durch eine Reise nach Dalmatien in Begleitung des Sanitätsinspektors von Istrien, Herrn Dr. von Celebrini und des Kollegen Herrn Dr. M. Lühe, nahm ich zunächst Einblick in den Versuch der dalmatinischen Regierung. Ich bin dem Statthalter, Herrn Baron Handel, sowie dem Regierungsarzt Herrn Dr. Battara zu besonderem Dank verpflichtet, daß sie mich in die Akten des Versuches jeden gewünschten Einblick tun ließen und auch gestatteten, daß ich eine Anzahl der behandelten Personen nach meiner Wahl untersuchte. Meine Begleiter und ich gewannen den Eindruck, daß die Kur, die eben vollendet war, einen außerordentlich günstigen Einfluß auf die Behandelten gehabt habe, die Milztumoren waren zurückgegangen, der äußere Habitus der behandelten Individuen stach außerordentlich günstig von dem der nicht Behandelten ab, auch fand ich in den stichprobenweise entnommenen Blutpräparaten keine sicheren Malaria-

[1]) In: Zeitschr. f. Hyg. u. Inf.-Krankh., Bd. 43, 1903, S. 29.
[2]) Zeitschr. f. Hyg. u. Inf.-Krankh., Bd. 43, 1903, S. 67.
[3]) Grassi, B., Die Malaria, Studien eines Zoologen, II. Aufl., Jena (Gustav Fischer) 1901, S. 228.

parasiten (nur in zwei Fällen nicht mehr färbbare Halbmonde, vgl. den inzwischen publizierten Bericht des Dr. Battara, Relazione sull' espirimento di profilassi contro la malaria fatto a Nona nel 1902, Zara [Tip. Vitaliani] 1903).

Nach meiner Rückkehr aus Dalmatien las ich, daß ein ebenso bekannter italienischer Malariaforscher wie Grassi, A. Celli, über die Chinin-Arsen-Eisenkombination als Antimalaricum sehr schlecht urteile, ja jeden Wert desselben gegenüber dem reinen Chinin in Abrede stellte. Wenn dies nun auch nach meinen persönlichen Beobachtungen in Dalmatien entschieden übertrieben erschien, so mahnte es doch zur Vorsicht. Ich beschloß daher selbst einige Versuche zu machen und behandelte mehrere Malariafälle mit Esanofeles-Pillen. Ein schwerer seit neun Monaten recidivierender Quartanafall mit großer Milzschwellung wurde sofort kupiert, die Milz ging zurück, Parasiten wurden nicht mehr gefunden. Eine Tropica-Neuinfektion, die der Sohn des Herrn Dr. Hermes, Herr Ingenieur Hermes, sich hier zuzog, wurde ebenso glatt abgeschnitten und endlich bot sich die Gelegenheit, auch eine sehr schwere Mischinfektion bei meinem Freunde, dem Privatdozenten Dr. Max Hartmann in Gießen, die er hier erwarb, zu behandeln; auch hier waren schon am zweiten Behandlungstage die Anfälle abgeschnitten und die Parasiten verschwunden (vgl. aber die spätere Geschichte dieses Falles auf S. 458). Ich mußte hiernach die Überzeugung gewinnen, daß die Chinin-Arsen-Eisenkombination jedenfalls nicht weniger leistet als das Chinin allein, und hatte nach den Behauptungen Grassis die Möglichkeit vor Augen, mit diesem Mittel vielleicht die chronischen und latenten Malariafälle leichter zu bewältigen als mit Chinin allein, denn die günstige Beeinflussung der Milz war augenfällig; Arsen und Eisen sind außerdem lange als rekonstituierende Mittel bekannt; es wäre also möglich, daß die günstige Einwirkung des Arsens und Eisens auf die blutbildenden Organe und die antiparasitären Eigenschaften des Chinins kombiniert auch in den inneren Organen eine Vernichtung der Parasiten bewerkstelligen könnten. Ähnlich zusammengesetzte Malariamittel waren ja schon seit langer Zeit bekannt und ihr günstiger Einfluß erprobt (Bacellische Mixtur); auch soll in Istrien nach Mitteilungen des Herrn Dr. von Celebrini[1]) mit Chinin-Arsen-Pillen ähnlicher Zusammensetzung ein Bezirksarzt seit Jahren gute Erfahrungen bei der Malariabehandlung gemacht haben, diese Pillen werden zurzeit von der istrischen Regierung bei ihren Sanierungsversuchen verwendet. Aus allen diesen Gründen schien es mir angezeigt, dieses Mittel einmal in einem ganz exakten Experiment zu prüfen.

Mein Vorschlag, den Versuch in Leme mit Esanofeles auszuführen, wurde vom Gesundheitsamte angenommen, nachdem eine chemische Untersuchung des Mittels stattgefunden hatte. Es ist mir eine besonders angenehme Pflicht, der Firma F. Bisleri in Mailand für die kostenlose Lieferung der für die Kur notwendigen Quantität des Heilmittels meinen besten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich der k. k. Statthalterei in Triest, insbesondere den Herren Sanitätsreferenten Dr. Battara und Sanitätsinspektor Dr. von Celebrini für die Vermittlung der zollfreien Einfuhr des Mittels zu großem Danke verpflichtet.

Die Ausführung der antimalarischen Aktion im Dorfe Leme und ihr Resultat.

Da ich selbst nicht Arzt bin, erhielt ich von dem kaiserlichen Gesundheitsamte die Genehmigung, einen österreichischen Arzt als Hilfe für die Ausführung der Kur in Leme zu engagieren. Meine Wahl fiel auf den Gemeindearzt von Aquileja, Herrn Dr. med. J. Mahrer,

[1]) Ich benutze die Gelegenheit, um Herrn Landes-Sanitätsinspektor Dr. von Celebrini, der mich bei meinen Malariaarbeiten oft mit Rat und Tat unterstützt hat, auch hier öffentlich meinen herzlichen Dank auszusprechen.

der seitens der k. k. Statthalterei in Triest während der Monate Januar bis März in dankenswerter Weise beurlaubt wurde. Herr Dr. Mahrer hatte sich im Jahre 1901 als Oberarzt am Seehospiz in Rovigno in meinem Laboratorium eifrig mit Malariauntersuchungen beschäftigt, er war mir demnach als tüchtiger Malariakenner bestens bekannt; außerdem hatte er mich bei den Arbeiten in Leme oft begleitet und unterstützt, er kannte also auch das Aktionsgebiet und endlich hatte er als Gemeindearzt von Aquileja, einem der malariaverseuchtesten Orte des Küstenlandes, auch genügend eigene Erfahrungen gesammelt.

Im Anfang Januar 1903 wurden sämtliche Einwohner des Dorfes Leme nun einer genauen Untersuchung unterzogen. Herr Dr. Mahrer stellte mit mir zusammen den somatischen Befund fest und untersuchte die Milzen (Rubrik V u. VI des Protokolls). Wir nahmen auch von allen Individuen Blutproben (Rubrik VII). Über die Resultate dieser Untersuchung gibt das Protokoll genauere Auskunft. Um nun ganz sicher bei der Ausrottung der Parasiten zu gehen, faßte ich den Plan, alle Bewohner, die nur irgendein Anzeichen einmal überstandener Malaria (Milztumor) aufwiesen, der Behandlung zu unterziehen, nicht nur die Personen, welche zurzeit Parasiten im Blut hatten oder in den beiden Vorjahren gehabt hatten. Wenn auch anzunehmen war, daß hierunter eine Zahl nicht malarischer Individuen wäre, so wollte ich doch zugleich sehen, wie die Milztumoren auch bei solchen reagieren würden. Hiernach blieben nur drei vor kurzer Zeit neugeborene Kinder (Nr. 75—77) von der Behandlung ausgeschlossen; alle anderen Bewohner wurden während der Monate Januar bis März 1903 einer strengen antimalarischen Kur unterzogen. Als ausschließlich angewandtes Medikament diente das von der Firma F. Bisleri in Mailand hergestellte „Esanofeles“ und „Esanofelina“.

Die Kur zerfiel in 3 Abschnitte:

1. 15tägige Intensivkur im Januar;
2. rekonstituierende Schwachkur durch den ganzen Februar;
3. 15tägige Intensivkur im März.

Einzelne Individuen, bei denen es im Protokoll besonders vermerkt ist, erhielten noch eine oder mehrere weitere Intensivkuren, um zu sehen, ob die Milztumoren noch weiter zurückgebildet würden. Das „Esanofeles“ ist ein vom Chemiker Giuseppe Bronzini angegebenes, von der Firma Felice Bisleri & Co. in Mailand hergestelltes Gemisch von Chinin, Arsen, Eisen und Bitterstoffen in Pillenform mit Schokoladeüberzug. Jede Pille enthält nach den Angaben der Fabrik, die sich auf der Etikette befinden:

Chinin. bimuriaticum	0,1,
Acid. arsenicosum	0,001,
Ferrum citricum	0,3,
Extracta amara	0,15.

Je 45 Pillen sind in einem kleinen Fläschchen aus blauem Glase mit abschraubbarem Deckel aus Metall enthalten, das zierlich aussieht und geeignet ist, in der Tasche getragen zu werden. Die Etikette trägt außer dem Namen des Erfinders und Fabrikanten das Rezept und eine Abbildung der Anopheles-Mücke. Die beigegebene Gebrauchsanweisung erwähnt unter

anderem auch die Übertragung der Malaria durch den Anopheles-Stich und soll zur Aufklärung des Volkes über das Wesen der Malaria dienen. Die Gebrauchsanweisung schreibt vor:

Durch 15 Tage erhalten:

1. Kinder von 3—6 Jahren 2 Pillen täglich; je 1 Pille um 6 und 9 Uhr morgens.
2. Kinder von 7—14 Jahren 4 Pillen täglich; je 2 Pillen um 6 und 9 Uhr morgens.
3. Erwachsene 6 Pillen täglich; je 2 Pillen um 5, 8 und 11 Uhr morgens.

Für Kinder unter 2 Jahren diente eine, je dem Alter entsprechende in drei Arten hergestellte Lösung derselben Komponenten unter dem Namen „Esanofelina“ als Heilmittel.

Die Flasche „Esanofelina Nr. I“ enthält 180 Gramm Lösung für Kinder von 1—2 Jahren. Durch 15 Tage dreimal täglich 5 Gramm der Lösung, und zwar um 6, 9 und 12 Uhr vormittags. Je eine Dosis enthält:

Chinin. bimuriaticum	0,12,
Acid. arsenicosum	0,0003,
Ferrum citricum	0,03,
Extracta amara	0,1.

Die Flasche „Esanofelina Nr. II“ enthält 120 Gramm-Lösung für Kinder von 7 Monaten bis zu 1 Jahre. Durch 15 Tage zweimal täglich je 4 Gramm um 7 und 10 Uhr vormittags. Eine Dosis enthält:

Chinin. bimuriaticum	0,1,
Acid. arsenicosum	0,0002,
Ferrum citricum	0,013,
Extracta amara	0,1.

Die III. für Kinder unter 7 Monaten bestimmte Lösung kommt für diesen Bericht nicht in Betracht, da sie nicht angewendet wurde.

Die Medikamente sind in dem Esanofelina in einem wohlrichenden Sirup gelöst. Zur gänzlichen Verdeckung des Chiningeschmackes rät die Gebrauchsanweisung die doppelte Menge Sirup oder Zuckerwasser zuzusetzen. Hierbei wird aber nach unseren Erfahrungen die Bitterkeit keineswegs verdeckt. Über jede Flasche ist ein kleiner Glasbecher gestürzt, der mit einem eingeritzten Strich zur Dosierung dient.

Zur Erleichterung der Eingabe der Medikamente bei den Kindern bedienten wir uns bunter Bonbons, die eine außerordentliche Anziehungskraft ausübten und bei sämtlichen Kindern und vielen Frauen das Geschäft des Eingebens von allen Schwierigkeiten befreiten. Bei widerspenstigen männlichen Individuen leisteten Zigarren denselben Dienst.

Nachdem in der ersten Hälfte des Januar die Untersuchung der Bewohner beendet war, begann mit dem 14. Januar die Kur. Vorher waren die Bewohner darauf vorbereitet worden. Durch ein Gemeindedekret, das an einem Hause angeschlagen war, wurde ihnen Gehorsam empfohlen, und ihnen nachdrücklich die Vorteile der Kur auseinandergesetzt. Vorher waren die Männer schon durch den Förster einzeln privatim bearbeitet worden. Am 6. hielt

dann Dr. Mahrer, der ausgezeichnet den Dialekt der Leute beherrscht, eine Ansprache vor versammeltem Volk. Er setzte ihnen in populärer Weise den Zweck der Aktion auseinander. Besonders mußten die sehr skeptischen Leute die Überzeugung gewinnen, daß das Experiment eine ihnen kostenlos erwiesene Wohltat sei (sie fürchteten nämlich, daß sie nachher höher besteuert werden würden); ferner mußte ihnen plausibel gemacht werden, daß sie, um neue Erkrankungen zu verhüten, im Winter, wenn sie auch fieberlos wären, behandelt werden müßten und daß alle sich der Kur unterziehen müßten, da sonst die ganze Sache wertlos sei. Man versprach ihnen für diese drei Monate auch kostenlose ärztliche Hilfe in jedem anderen Krankheitsfall. Die außerordentlich wirkungsvolle Ansprache Dr. Mahrers hatte den Erfolg, daß alle Hausvorstände ihm unter Handschlag versprachen, seinen Weisungen mit ihren Familien streng Folge zu leisten, ein Versprechen, das von den meisten auch wirklich gehalten wurde. Diese populäre Rede Dr. Mahrers, die wir vorher sehr sorgfältig disponiert hatten, erwies sich also als ein sehr wichtiges Moment beim Beginn der Kur, wie es überhaupt bei derartigen Aktionen außerordentlich auf die Persönlichkeit des behandelnden Arztes ankommt; der Arzt muß die Ideen und Gedankengänge der einfachen Leute verstehen und ihrer oft verschmitzten Logik folgen können, da man ja keine Gewaltmaßregeln zur Durchsetzung seines Willens zur Verfügung hat. Ich bin überzeugt, daß das Gelingen der Kur ohne Störung nur dem geschickten persönlichen Auftreten Dr. Mahrers zu danken ist. Ich möchte ihm für seine mit großem Feuereifer ausgeführte Mitarbeit hiermit auch öffentlich meinen besten Dank aussprechen. Es gereicht mir zur besonderen Genugtuung, daß die österreichische Regierung ihn nach Ablauf seiner Tätigkeit in Leme zum Endemiearzt bei der staatlichen Antimalariaaktion in Aquileja ernannt hat. In dem Protokoll sind nur die Dosen der Medikamente verzeichnet, die Dr. Mahrer persönlich den Leuten eingegeben hat. Während des Februar hat ihn hierbei in vollkommen einwandsfreier Weise der Förster Ferjancic unterstützt, so daß ich also bei jedem Vermerke des Protokolls die Garantie habe, daß das Medikament auch wirklich in den Magen der einnehmenden Person gelangt ist, was die wichtigste Vorbedingung für das Gelingen des Versuches war.

Über die kleinen Störungen und Indispositionen, welche die Kur bei einzelnen Individuen hervorrief, gibt das Protokoll genaue Auskunft. Den Bislerischen Anweisungen über die Zeit der Dosierung genau nachzukommen, d. h. um 5 Uhr früh anzufangen und die vorgeschriebenen Intervalle von 3 Stunden genau einzuhalten, war bei den gegebenen Verhältnissen unmöglich. Wollte man doch die Gewißheit erlangen, daß das Mittel auch genommen werde und da hieß es, von Haus zu Haus zu laufen und jeder einzelnen Person die Pillen einhändigen und zuschauen, wie sie sie schluckt, und das ist im Januar um 5 Uhr morgens, wenn noch alle Leute bei verschlossenen Türen schlafen, nicht ausführbar. Dr. Mahrer begann also um 7 Uhr und auch da mußte man sich bei manchen sehr beeilen, während andere noch schliefen. Später gelang es, die Arbeiter zu bewegen, bevor sie in das Feld oder den Wald gingen, in die Försterei, in der Dr. Mahrer wohnte, zu kommen; die meisten Kinder kamen regelmäßig dorthin. Einige Kinder konnten das Pillenschlucken nicht erlernen, für diese wurde die betreffende Dosis jedesmal in versüßtem Wasser gelöst. Nachdem die ersten Tage überwunden waren, nahmen mit wenigen Ausnahmen die Leute die Pillen gerne, besonders den Kindern war die Eingabe der Medikamente ein Vergnügen, weil sie zur Belohnung stets einige bunte Bonbons bekamen (auch bei Frauen wirkte dieses Hilfsmittel). Wenn bei den Männern die Begeisterung für die Kur zu sinken drohte, erwiesen sich Zigarren und hier und da kleine Trinkgelder als gutes Stimulans. Im ganzen fanden sich aber keine großen Schwierigkeiten, besonders, nachdem

gleich in den ersten Tagen die Recidive aufhörten und auch sonstige kleine Beschwerden (wie Ohrensausen, Kopfschmerz usw.) verschwanden; als die Leute dann sahen, daß die Wangen ihrer Kinder die Blässe verloren und die meisten größere Eßlust bekamen, schlug fast bei allen der Zweifel in volles Vertrauen um.

In 1—1 $^1/_2$ Stunden wurde gewöhnlich der erste Rundgang zur Eingabe des Medikaments beendet und ebensoviel hätte man für den zweiten brauchen sollen; dies war aber nur bei den Frauen und Kindern, die zu Hause geblieben waren, möglich; die Feldarbeiter mußten oft an sehr entlegenen Stellen aufgesucht werden und so geschah es an manchen Tagen, daß der Arzt sich 5—6 Stunden in andauerndem Marsch befand, bevor er die dritte Runde beendet hatte. Als im März die Feldarbeiten noch ausgedehntere wurden, mußte er sogar ein Pferd benutzen. Erschwerend wirkte hierbei das schwerfällige, apathische Wesen der dortigen Menschen. Der Arbeiter läßt sich durch nichts stören oder aus seiner Ruhe bringen; man ruft ihn, er antwortet zunächst gar nicht, bei Wiederholung endlich ein gedehntes „Ooh“; aber er rührt sich nicht. Oft waren wir im Walde einem Manne ganz nahe und mußten ihn doch lange suchen, weil er sich absolut passiv verhielt.

Nach Schluß der ersten Kur waren folgende Veränderungen bei den Leuten wahrzunehmen: 1. Ausbleiben aller Recidive; 2. keine Parasiten im Blut mehr nachzuweisen; 3. bei sämtlichen Patienten Besserung des Aussehens in verschiedenem Grade, besonders auffallend bei den Kindern; 4. freudigere Stimmung und unbedingtes Vertrauen zum Arzt und zu der Kur.

Die günstigen Resultate der ersten Kur wurden während der Schwachkur im Februar etwas durch eine Influenzaepidemie getrübt, der sogar eine Person zum Opfer fiel (vgl. das Protokoll). Als Schwachkur erhielten Kinder bis zu 2 Jahren täglich 5 Gramm Esanofelina, bis zu 15 Jahren 1 Pille, Erwachsene 2 Pillen. Für uns hatte diese Kur neben ihrer angeblich rekonstituierenden Wirkung vor allem den Zweck, die einmal erworbene Gewöhnung der Leute an das Mittel nicht wieder verloren gehen zu lassen, was auch gelang, denn beim Einsetzen der II. Intensivkur traten keinerlei Beschwerden mehr auf.

Die Milzbefunde und der körperliche Zustand der Bewohner nach Beendigung der Kuren sind nach den Untersuchungen des Dr. Mahrer im beifolgenden Protokoll übersichtlich zusammengestellt. Im allgemeinen bemerkt man bei allen Bewohnern ein bedeutend besseres, bei manchen sogar blühendes Aussehen, bessere Färbung der Haut und der sichtbaren Schleimhäute, Zunahme des Fettpolsters und Abnahme des Milztumor. Bei den Milzveränderungen macht sich besonders die Dicke und Breite bemerkbar. Subjektiv geben die Leute an, sich weit wohler zu fühlen, widerstandsfähiger und aushaltender bei der Arbeit zu sein; manche geben an, rascher und länger gehen zu können und fast alle konstatieren eine Zunahme des Appetits. Parasiten wurden in keinem Falle beobachtet. Die Bewohnerzahl des Ortes erlitt im Monate Februar einige Verschiebungen. Es verließen den Ort die Familien Ferjancic und Sajina, während die Familie Grbac und der Förster Swoboda mit Schwester neu zuzog. Erstere Familie wurde regelrecht behandelt, während die beiden letzteren, die keine Parasiten aufwiesen und angaben aus malariafreier Gegend zu kommen, nicht behandelt wurden. Sie vermehrten die Zahl der nicht behandelten Einwohner von 3 auf 5.

Während des Sommers und Herbstes 1903 bis zum 30. Oktober wurde eine ständige Kontrolle über die Bewohner von Leme ausgeübt. Der Förster Swoboda ging täglich durch das Dorf und erkundigte sich nach dem Befinden der Bewohner. Sobald sich jemand unwohl

fühlte oder überhaupt über irgend etwas klagte, wurde ich sofort benachrichtigt und mein Assistent, Herr Dr. von Prowazek oder ich selbst begaben uns abwechselnd nach dem Orte und nahmen Blutproben. Außerdem wurden monatlich einmal alle früher malarisch befundenen Individuen der Blutuntersuchung unterzogen. Die Resultate der Blutbefunde sind im Protokoll ebenfalls zusammengestellt und auch bei einzelnen Individuen vermerkt, daß nach meiner Überzeugung noch immer latente Malaria vorliegt, obwohl keine Parasiten mehr gefunden wurden. Durch diese Kontrolle erwiesen sich drei Fälle als sicher nicht geheilt und während des Sommers auch nicht heilbar. Bei den mir fraglichen Individuen wurde die Kontrolle bis zum April 1904 fortgesetzt, aber in keinem Falle Parasiten gefunden. Im April 1903 wurde außerdem durch Herrn Regierungsrat Prof. Dr. Kossel vom Kaiserl. Gesundheitsamte eine Kontrolle eines Teiles der Bewohner vorgenommen. Auf meine Bitte hatte er auch bei einigen Individuen die Milz palpiert und ohne die Befunde Dr. Mahrers zu kennen, genau dieselben Angaben gemacht, so daß also die Richtigkeit der schwer feststellbaren Milzbefunde mir gewährleistet zu sein scheint. Im übrigen stimmten die Blutbefunde des Herrn Kossel mit den meinigen überein. Bezüglich aller Einzelheiten verweise ich auf das Protokoll.

Die Kontrolle über die Resultate des Experimentes wurde besonders durch zwei Umstände begünstigt und erleichtert; erstens zogen während des Sommers keine neuen Bewohner zu (drei im Frühjahr hineingekommene Knechte verließen nach der Frühjahrsbestellung wieder den Ort), es konnte also keine neue Malaria eingeschleppt werden; zweitens gab es infolge der außerordentlichen Dürre seit dem Herbst des Vorjahres (vgl. S. 443) viel weniger Anophelen als sonst; wie früher erwähnt, haben wir nicht ein einziges Exemplar im Dorfe gesehen. Es waren infolgedessen keinerlei besondere prophylaktische Maßnahmen gegen eine etwaige neue Invasion der Malaria oder zur Verhütung der Ausbreitung von den drei recidivierenden Kindern aus notwendig; man konnte sich rein beobachtend verhalten. Die drei Kontrollkinder, die nicht behandelt waren, blieben auch während der ganzen Beobachtungszeit von Fieber und Parasiten frei. Nur der nicht behandelte Förster Swoboda erkrankte am 14. September an einem typischen Quartana-Recidiv, das einer Esanofeleskur schnell wich; es stellte sich heraus, daß er im vorigen Jahre in Dalmatien eine Quartana-Neuinfektion gehabt hatte, die er uns bei seinem Zuzug ins Dorf verheimlicht hatte, weil er sich nicht der Kur unterziehen wollte.

Bemerkenswert ist, daß die drei Fälle, in denen die regelmäßig ausgeführte Kur mit Esanofeles nicht imstande gewesen war, die Parasiten im Körper zu vernichten, auch jeder weiteren Kur spotteten, und daß selbst Chinininjektionen (in 1 Fall) nichts nützten. In mückenreichen Jahren ist man in solchen Fällen gezwungen, während des ganzen Sommers Chinin zu geben, um wenigstens die Parasiten aus dem peripheren Blut fern zu halten und zu sehen, ob nicht schließlich doch eine vollständige Vernichtung derselben zu erreichen ist. Will man dies nicht tun oder kann man es nicht wegen Indispositionen der Patienten, so muß man diese Fälle vor Mückenstich in mückensicheren Häusern isolieren, um nicht wieder das Resultat der Kur zerstört zu sehen. Daß dieses sehr gut bei wenigen Individuen und genügender Sorgfalt möglich ist, habe ich selbst während meines dreijährigen Aufenthalts in Rovigno erfahren. Ich wohnte mit meiner Frau, einem kleinen Kinde und einer Verwandten in einem Hause, wo außer meiner Familie während der drei Jahre sämtliche übrigen Bewohner (10 Individuen) gelegentlich Malariaparasiten im Blute aufwiesen und an Recidiven litten; in diesem Hause erwarb ferner z. B. Dr. Hartmann seine Malaria und andere auch und Anophelen gab es stets genug; kurz es ist kein Zweifel, daß ich mitten in einem Malarianest mich aufhielt. Ich bin nun mit meiner Familie frei von Malaria geblieben, indem ich nur die Schlafräume mit mückensicheren Fenstern

versehen hatte und rigoros vor Sonnenuntergang meiner Familie den Aufenthalt im Freien untersagte; ferner aber auch an jedem Abend und Morgen eine sorgfältige Untersuchung des Schlafzimmers auf Mücken vornahm. Ich halte hiernach für einen sorgfältigen Beobachter der Regeln, welche die neuere Malariaforschung vorschreibt, die mechanische Malariaprophylaxe für einen sicheren Malariaschutz. Sich selbst überlassen wird aber eine Landbevölkerung, wie ich sie z. B. in Leme habe, kaum einen Vorteil von diesem Schutze haben; wenn man also in solchen Orten schwer heilbare Malariakranke in mückensicheren Häusern isolieren will, muß man zu ihrer Überwachung eine in diesen Dingen geschulte Persönlichkeit zur Verfügung haben.

Nach den mitgeteilten Befunden könnte es scheinen, als ob das Esanofeles sich nur bei Kindern und dazu in Fällen von chronischer Malaria unwirksam erwiese. Ich teile daher noch den absolut einwandfreien Fall meines Freundes Dr. E. Hartmann, Privatdozent der Zoologie in Gießen mit, der beweist, daß auch bei einem Fall von frischer Malaria Recidive durch sorgfältige zwei Intensivkurven mit Esanofeles nicht verhindert wurden. Dr. Hartmann hatte früher nie Malaria gehabt, im Herbst 1902 arbeitete er an der zoologischen Station in Rovigno und erwarb dort eine starke Doppel-Tertiana- + Quartana-Neuinfektion mit einem enorm reichen Parasitenbefund und fast kontinuierlichem Fieberanfall von zwei Tagen. Er erhielt Esanofeles; schon nach den ersten sechs Pillen war das Fieber und die Parasiten verschwunden; er machte nun mit aller Sorgfalt zwei Intensivkuren hintereinander durch und dann nach der vorgeschriebenen Schwachkur noch eine Intensivkur. Bald nach der ersten Kur war er nach Gießen, also an einen fieberfreien Ort zurückgekehrt. Während des ganzen Winters blieb er frei von Fieber und Parasiten; es war dies ja gerade einer der Fälle, die mir als Probe für die Wirksamkeit des Esanofeles gedient hatten (cf. S. 452); erst am 15. April 1904 hatte er ein heftiges Recidiv, die Quartanaparasiten waren nicht wieder aufgetaucht, sondern die Tertiana erwies sich wie in so vielen Fällen als die hartnäckigere. In den Präparaten konnte ich wiederum die Bilder der Parthenogenese der Makrogameten erhalten, die ich in meiner Tertianaarbeit beschrieben habe. Jetzt gebrauchte Dr. Hartmann eine Chininkur nach Koch, hatte nach Beendigung derselben aber wieder ein Recidiv, so daß er dann wieder zum Esanofeles griff; seitdem ist er fieberfrei, ich bin aber nicht sicher, ob im nächsten Frühjahre nicht wieder Recidive kommen werden. Es dürfte also als bewiesen gelten, daß es Malariafälle gibt, die sowohl dem Chinin allein, als seiner Kombination mit Arsen und Eisen Widerstand leisten. Für die Malariabekämpfung wird es sich darum handeln, festzustellen, wie viele derartige Fälle in den verschiedenen Gegenden der Sanierungsgebiete existieren. Wir wissen, daß die klinischen Effekte der Malaria sehr verschieden sind. Die Tropica z. B. tritt in Istrien und Oberitalien milde, fast milder als die Tertiana auf, in Süditalien und in den Tropen wird sie perniziös. Ähnlich könnte auch die Widerstandsfähigkeit der Malariaparasiten gegen das Chinin an verschiedenen Orten verschieden sein. Man darf also meines Erachtens aus Experimenten in Istrien nicht bindende Schlüsse für die afrikanische Malariabekämpfung ziehen und umgekehrt.

Mein persönliches Urteil über die Chinin-Arsen-Eisenkombination in meinem Falle ist, daß dieselbe als Antiparasiticum nicht mehr und nicht weniger leistet als Chinin allein, daß sie aber leichter vertragen wird und weniger Beschwerden macht, also die Kur erleichtert und nicht wie das Chinin allein oft zu einer Qual gestaltet. In Orten mit endemischer Malaria, wo chronische Fälle mit kachektischen Zuständen in größerer Zahl vorhanden sind, empfiehlt sich die Verbindung des Antiparasiticum Chinin mit den Rekonstituentien Arsen und Eisen besonders weil sie schnell das Aussehen und Befinden der Leute bessert und das Vertrauen

derselben zur Kur hebt. Welche Quantität Chinin man mit dem Arsen und Eisen kombiniert, wird man für jede Malariagegend ausprobieren können und wird vielleicht von vornherein den Chininanteil bei chronischer Malaria höher wählen, besonders aber bei Kindern mehr Chinin beigeben, als es z. B. die Bislerische Kombination tut, da die Kinder wie bekannt dieses Medikament meist viel leichter vertragen als Erwachsene. Die größte Schwierigkeit bei der Bekämpfung der Malaria durch Ausrottung der Parasiten im Menschen, d. h. durch seine Heilung, scheint mir zurzeit nicht das Heilmittel, sondern die Auffindung der Parasitenträger zu sein, wenn man nicht wie in meinem Falle alle Personen eines Ortes behandeln will. In meinem Gebiet jedenfalls ist es nicht möglich, selbst durch zwei- bis dreimalige Blutuntersuchung die malarischen Individuen herauszufinden; es gibt sicher überall solche latenten Fälle, die bloß hier und da Parasiten im peripheren Blut führen. Man ist also gezwungen, auch alle klinischen Symptome als Kriterien heranzuziehen und das ist etwas sehr Unsicheres. Vielleicht wird aber auch einmal in der Malaria, wenn sich erst die Serumforschung dieses Gebietes bemächtigt, ein so scharfes Reagens wie etwa das Tuberkulin für die Tuberkulose gefunden, dann erst wird die Bekämpfung der Malaria von der Unsicherheit ganz befreit sein.

Protokoll über die antimalarische Aktion

Erläuterungen der Zeichen: ● Tertiana-Neu-Infektion, ○ Tropica-Neu-Infektion, □ Quartana-Neu-Infektion, ●́ alte Tertiana, die ? dabei weisen auf die Unsicherheit des Zusammenhanges hin. Ein

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer[1])	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1 (5)	Semeia, Pietro, 40 Jahr alt, Waldaufseher, geb. zu Piemonte bei Parenzo (angeblich fieberfreier Ort), seit I. 1900 in Leme; Haus Nr. 1	VIII ○ *) ↓ IX ○́ ↓ X ○́ ↓ XII ○́	III ○́ ↓ IV ○́ ↓ VII ○́ ↓ VIII-X ○́	Normal. Etwas blasse Hautfarbe	Milz den Rippenbogen ein wenig überragend	—	3 mal 2 Pillen in 2—3 stündigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
2 (6)	Semeia, Antonia, 37 Jahre alt, Ehefrau von 1, geb. usw. wie 1	VI ● ↓ VII ●́ *)	VIII ○ ↓ IX ○́ ↓ X ○́ ↓ XI ○́	Anämische Hautfarbe. Sichtbare Schleimhäute blaß. Leichter Hängebauch. Fluor albus.	Kein Milztumor festzustellen	—	Wie 1			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
3 (7)	Semeia, Arturo Antonio, 8 Jahre alt, Sohn von 1 u. 2, geb. usw. wie 1	—	IX ○ ↓ X ○́ □ ↓ XI □́	Blasse Hautfarbe; sonst normal	Kein Milztumor festzustellen	○́ □́ 1 Gamet. diverse Stadien	2 mal 1 Pille mit 3 stündigem Intervall			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
										1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
4 (8)	Semeia, Carlo Rodolfo, 6 Jahre alt, Sohn von 1 u. 2 usw. wie 1	VIII ● *)	II ●́ ↓ III ●́ X ○ ↓ XI ○́ □	Anämisch. Zeichen geheilter Rachitis	Milz hint. d. Rippenbogen gerade palpabel	○́ □́ Ringe Gameten	Wie 3			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
										1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
5 (9)	Semeia, Edoardo, $1^1/_2$ Jahre alt, Sohn von 1 und 2 geb. in Leme	VIII ● ↓ IX-XII ●́	II ●́ ↓ III-XII ●́ und ● ?	Sehr anämisch; vollständig abgemagert und kachektisch. Floride Rachitis	Milz, die 1901 und 1902 sehr geschwoll. war, ist jetzt nicht palpabel	●́ spärliche Gamet. wie während des ganzen Jahres 1902	3 mal 5 Gramm (*) Esanofelina in dreistündig. Intervallen			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
										*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
										*	*	0	*	*	*	*	*	*	*	*	0	*	*	*	

[1]) Die Nummer in Klammer verweist auf die Protokollnummer in meiner Tertiana-Arbeit; S. 357.

in dem Dorfe „St. Michele di Leme“.

δ alte Tropica, ⌂ alte Quartana. Die Pfeile zwischen diesen Zeichen sollen den Zusammenhang der Parasitenbefunde ausdrücken; *) bedeutet, daß der Betreffende im Jahre 1901 Chinin genommen hatte.

Ausführung der Kur: Februar	März 4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	IX Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	X Somatischer Befund nach der Kur	XI Milzbefund nach der Kur	XII Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	XIII Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	XIV Sonstige Bemerkungen
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden. Steigerung des Appetits. Einige Pillen konnten nicht vom Arzt gegeben werden, sondern mußten dem Manne Morgens mitgegeben werden, weil er im Walde nicht aufzufinden gewesen wäre.	Normal. Hautfarbe noch blaß	Milz nicht palpabel	—	—	Behauptet am 8. IV. einen Fieberanfall gehabt zu haben Temperatur aber am 9. und 11. IV. normal. Blutbefund an diesen Tagen so wie bei jeder später. Untersuchung negativ. Klagte seither nicht mehr über Fieberanfälle. Latente Malaria nicht wahrscheinlich.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Wie 1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung. Klagte anfangs über starkes Ohrensausen, dann ohne Beschwerden; hatte Ende Februar leichte Influenza und klagte seitdem wieder über Ohrensausen bei der Kur. Auffallend schnelle Besserung der Gesichtsfarbe während der ersten Intensivkur und Zunahme des Appetits.	Hautfarbe gebessert	Milz nicht palpabel	—	—	Befand sich während des ganzen Sommers sehr wohl.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2						
1 Pille täglich	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Blühendes Aussehen	Milz nicht palpabel	—	—	Hatte angeblich am 3. VII. Fieber. Am 4. VII. Temperatur normal u. Blutbefund wie immer negativ. Latente Malaria sehr unwahrscheinlich.
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
Wie 3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Wie 3.	Gesichtsfarbe frisch rot	Milz nicht mehr palpabel	—	—	Befand sich während des ganzen Sommers wohl.
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
1 Dosis von 5 Gramm Esanofelina pro Tag	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Erbrach das Heilmittel bei der 1. Kur 2 mal (0), bei der 2. 1 mal (0) wegen Überfüllung des Magens mit gewässertem Rotwein (!). Hatte am 3. Tage der 1. Kur einen Fieberanfall; blieb erst vom 20. 1. ab fieber- und parasitenfrei. Erholte sich dann sichtlich während der Kur.	Ist noch sehr anämisch. Rachitis unveränd.	Milz nicht palpabel	— Einige pigmenthaltige Leukozyten	— starb am 4. VII.	Hatte angeblich am 22. IV. einen Fieberanfall. Temperatur am 23. IV. normal; Blutbefund negativ. Wurde während des Sommers infolge der Rachitis sehr elend und starb an dieser Krankheit am 4. VII.
	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0	*	*						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
							Protokoll über die																		
								Januar																	
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Tagesdosen des Heilmittels	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
6 (10)	Fabian, Martin, 65 Jahre, Waldarbeiter, geb. in Leme (seit der Geburt im Ort), Haus Nr. 2	—	—	Die fettarme, spröde Haut ist schmutziggelb verfärbt; Bindehäute gelbl., übrige sichtbare Schleimhäute blaß. Ausgesprochene Kachexie	Die ganze linke Hälfte des Bauches wird von der harten Milz eingenommen	—	3 mal 2 Pillen in 2- bis 3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	1	2	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	
								2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	
7 (11)	Fabian, Eufemia, 45 Jahre alt, Ehefrau von 6, geb. in Mattosovic (Krain), seit 1868 im Orte, Haus Nr. 2	—	—	Aussehen normal	Verweigert jede Untersuchung, erklärt sich aber bereit, die Kur zu gebrauchen		Wie 6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
8 (12)	Millotic, Stefan, 41 Jahre alt, Waldarbeiter, geb. zu Vermo bei Pisino, seit etwa 10 Jahren in Leme, Haus Nr. 3	—	IX ○ ↓ X ♂	Aussehen normal; leichte bronchitische Geräusche	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Wie 6	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
								2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
9 (13)	Millotic, Maria, 38 Jhr., Ehefrau von 8, usw. wie 8	—	—	Aussehen normal	Verweigert die Untersuchung	—	Ebenso				2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
											2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
											2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
10 (42)	Millotic, Peter, 39 Jhr., Waldarbeiter, Bruder von 8, geb. zu Vermo, seit I. 1901 in Leme, Haus Nr. 3	VII ○ VIII Chininkur im Krankenhaus zu Pola; von dort im XI. zurück	IV ♂ ↓ V-VIII ♂	Hautfarbe normal; luetisch	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso				2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
											2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
											2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Gab in den ersten Tagen an, daß er einige Zeit nach der Eingabe der Pillen erbreche und klagte über Bauchschmerzen. Seine Angaben erwiesen sich aber als nicht glaubwürdig; die Drohung mit der Polizei seitens des Ortsvorstehers wirkte bessernd. Nur gelegentlich machte er mir noch Schwierigkeiten bei der Eingabe (0) der Pillen.	Aussehen etwas gebessert; aber doch noch kachektisch	Milz bis auf 3 Querfinger unterhalb des Nabels zurück gegangen, aber noch hart	—	—	Klagte fast immer über Fieber (wie er sein Übelbefinden nennt). Temperatur stets normal, wie in den Vorjahren; ebenso Blutbefund immer negativ. Latente Malaria?
	2	2	2	2	2	0	2	2	0	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Wie 6	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Hatte keine Beschwerden während der Kur	Aussehen normal	Läßt sich niemals untersuchen, behauptet immer, gesund zu sein			—
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	0	2						
Wie 6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Unterzog sich anfangs widerwillig der Kur; klagt über Ohrensausen; behauptet infolge der Kur nicht ordentlich arbeiten zu können; er mußte anfangs bei der Pilleneingabe stets im Walde aufgesucht werden; am 18. I. hatte er sich heimlich nach Orsera entfernt; bei der zweiten Kur lobte er bereits die gute Wirkung und wollte immer mehr Pillen.	Aussehen gut; frische rote Farbe der sichtbaren Schleimhäute	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Befand sich während des ganzen Sommers wohl.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur regelrecht und ohne Beschwerden. Nahm die Pillen sehr gerne und behauptet, sich sehr wohl dabei zu fühlen.	Aussehen blühend	Verweigert die Untersuchung	—	—	Stets sehr wohl und blühend; arbeitete während des ganzen Sommers mit ihrem Gatten als Holzarbeiterin im Walde.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2	2	War am 18. I. verreist und auch sonst zuweilen (0) im Walde nicht zu finden; war widerwillig wie sein Bruder.	Aussehen blühend; Schleimhäute frisch rot; starkes Fettpolster auf dem Bauch	Milz kaum 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Kam am 23. IV. wegen Lues mit seiner ganzen Familie in das Krankenhaus zu Pola. Kehrte erst am 14. VII. nicht geheilt zurück. Behauptet am 24. VIII. Fieber gehabt zu haben; am 25. VIII. Temperatur normal, Blutbefund wie stets negativ.
	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
11	Millotic, Antonia, 29 Jahre alt, Ehefrau v. 10, geb. zu Pisino, seit 1. I. 1902 in Leme. Haus Nr. 3	Nicht im Orte; gibt an, vor etwa 5 Jahren oft gefiebert zu haben	—	Hochgradig anämisch. Luetisch. Geb. am 26. Dez. 1902, ein Kind, das ebenfalls luetisch ist	Verweigert die Untersuchung	—	Wie 10	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
12 (14)	Vratogna, Matteo, 58 Jahre alt, Postbote u. Feldarbeiter, Witwer, geb. zu Terviso, seit 1886 in Leme, Haus Nr. 4	—	—	Blasse, gelbliche Hautfarbe. Leidet an chronisch. Magenkatarrh und chronischen Obstipationen	Milz nicht zu tasten	—	Ebenso	2	2	0	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	0	0	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	
								0	0	0	0	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	
13	Marangon, Josef, 29 Jahre alt, Wald- und Feldarbeiter, geb. in Gruncic; seit 1 Jahre im Orte. Haus Nr. 4	Nicht im Orte, litt angeblich früher u. auch bisher viel an Fieber (Gruncic ist Malaria-Ort)	IV ó ↓? VIII-X ó ? ○	Gelbliche Verfärbung der Bindehäute; schmutziggelbe Hautfarbe. Leichter Bronchialkatarrh	Milz reicht 7 Querfinger vom Rippenbog. nach unten und ist 3 Querfinger nach links vom Nabel begrenzt	ó 1 Gamet einzelne Ringe.	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
14	Marangon, Maria, 25. Jahre alt, Ehefrau v. 13, Tochter v. 12, geb. i. Leme, seit 1899 in Gruncic, dann seit 1 Jahre in Leme. Haus Nr. 4	Nicht im Ort; litt angeblich oft an Fieber, sowohl in Leme als in Gruncic. Hat bereits selbst viel Chinin genommen.	III ●́ *)	Blasse Farbe der Haut und der sichtbaren Schleimhäute; Bindehäute leicht gelblich. Gravida	Milz nicht palpabel	—	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
15	Marangon, Johan, 10 Monate alt, Sohn v. 13 u. 14, geb. zu Leme am 7. März 1902. Haus Nr. 4	—	IV ● ↓ V—VIII ●́ VII ○ ↓ VIII ó ↓ IX-XII ó	Schmutziggelbe Hautfarbe. Kachexie. Leichte Rachitis	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbog. und 4 Querfinger vom Nabel nach links zu tasten	ó einzelne Gameten.	2 mal 4 Gramm (*) Esanofelin in 3 stündigem Intervall.		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
Wie 10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Gesichtsfarbe besser	Verweigert die Untersuchung	—	—	23. IV.—14. VII in Pola (vgl. 11). Während der übrigen Zeit nie malariaverdächtig.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Fühlte sich während der 1. Kur oft sehr elend, so daß wiederholt die Eingabe unterblieb (0); aber schon im Januar besserte sich sein Befinden. 2. Kur ohne Störung.	Unverändert; die Magenkrankheit besteht weiter	Milz nicht zu tasten	—	—	Klagte immer nur über seine Magenbeschwerden.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden. Große Steigerung des Appetits.	Haut und sichtbare Schleimhäute gesunde Färbung; starkes Fettpolster auf dem Bauche	Milz reicht 4 Querfinger unter den Rippenbogen, weicher u. dünner als vor der Kur	—	—	Um zu sehen, ob die Milz noch weiter zurückginge, machte er noch im April eine 3. 15 tägige Intensivkur durch; der Milzbefund änderte sich aber nicht mehr. Fühlte sich während des ganzen Sommers sehr wohl und sah frisch u. gesund aus.
	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne jede Störung und Beschwerden bei größtem Wohlbefinden.	Blühendes Aussehen	Milz nicht palpabel	—	—	Geb. am 25. III. ein Kind, das sie während des ganzen Sommers bei gutem Befinden nährte.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 mal täglich 4 Gramm Esanofelin	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Vertrug die Kur sehr gut. Erbrach niemals; auffallend schnelle Besserung des Aussehens.	Auffallende Besserung der Hautfarbe	Milz dicht unter dem Rippenbogen gerade noch tastbar	Einzelne pigmentführende Leukozyten	11. IV. ˆ● Gameten, 18. IV. ˆ● alle Stadien, 2 Intensivkuren bis 28. V. 1. VI. ˆ● alle Stadien 1 Intensivkur mit je 1 Pille, bis 20. VI. frei von Parasiten, dann wieder ˆ● alle Stadien. VII. nach Pola, wo er im Krankenhaus Chinininjektionen erhält. Am 6. VIII. ˆ● alle Stadien. IX. u. X. ebenso.	Dies Kind erwies sich jeglicher Behandlung unzugänglich; die Tertiana rezidivierte bis zum Schlusse des Versuchs weiter. Vgl. die genaueren Angaben in der Anmerkung S. 437 u. f. Verließ III. 1904 den Ort.
	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
16 (16)	Claric, Stefan, 37 Jahre alt; Bauer, Wald- und Feldarbeiter, geb. in Geroldia, seit 17 Jahren im Orte, Haus Nr. 5	—	VIII ○? IX ○ ♀ X ♂ vgl. die Übersicht S. 438	Schmutziggelbe Hautfarbe, Schleimhäute gelblich, sonst kräftig gebaut, klagt über ständigen Druck im Unterleib	Milz 7 Querfinger unter dem Rippenbogen; in der Medianlinie bis zum Nabel reichend	♂ spärliche Ringe	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
17 (17)	Claric, Mattea, Ehefrau v. 16, 26 Jahre alt, geb. in Geroldia, seit 8 Jahren im Orte, Haus Nr. 5	Ließ sich niemals untersuchen bis zum 1. I. 03, ist aber sicher malarisch gewesen		Haut und sichtbare Schleimhäute blaß, sonst normal	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten, leicht beweglich	♂ spärlich	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
18 (19)	Gasparini, Antonio, Wald- und Feldarbeiter, 33 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 6	—	—	Normal. Hautfarbe etwas blaß; klagt über Müdigkeit in den Beinen beim Gehen	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
19 (20)	Gasparini, Cattarina, Ehefrau v. 18, 34 Jahre alt, geb. zu Geroldia bei Leme (Fieberort) Haus Nr. 6	Ließ sich bis zum 1. I. 1903 niemals untersuchen; behauptet nie Fieber zu haben		Blasse Hautfarbe, sehr mager, sonst normal	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2		
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
20 (18)	Gasparini, Giovanna, Mutter v. 18, 63 Jahre alt, geb. im Orte	—	—	Fahle Hautfarbe, sehr mager	Wandermilz	—	Ebenso		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		

Ausführung der Kur: Februar	März 4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	IX Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	X Somatischer Befund nach der Kur	XI Milzbefund nach der Kur	XII Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	XIII Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	XIV Sonstige Bemerkungen
3 mal täglich 2 Pillen wie im Januar	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Klagte anfangs über Ohrensausen, fühlte sich dann aber so bedeutend wohler und blieb fieberfrei, daß er bat, auch im Februar die Intensivkur weiter zu brauchen; dieses wurde ausgeführt, um zu sehen, wie weit die Milz nach 4 Intensivkuren zurückgehen würde.	Haut und sichtbare Schleimhäute noch leicht ikterisch verfärbt; aber besser als vor der Kur	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen ganz tief zu tasten	—	—	Der Mann brauchte im April und Mai noch je eine Intensivkur, die Milz ging aber nicht weiter zurück; vielmehr schien sie im Septemb. wieder etwas härter u. dicker geworden zu sein; der Mann fühlte sich auch wieder unbehaglich. u. klagte über Fieber. Obwohl Parasiten nie festzustellen waren, scheint mir doch der Verdacht der latenten Malaria vorzuliegen, vlg. S. 438.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 mal täglich 2 Pillen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden; säugte ein Kind und behauptet, daß ihr das Säugen seither leichter falle; das malariafreie Kind war stets wohl und blühend.	Blühendes Aussehen	Milz kaum 1 Querfinger unter dem Rippenbogen tastbar	—	—	War ebenso wie ihr Mann eine begeisterte Anhängerin der Kur. Fühlte sich im Gegensatz zu ersterem während des ganzen Sommers außerordentlich wohl und sah auch gesund aus.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden; behauptet seit der Kur besser gehen zu können.	Sehr gutes Aussehen	Milz den Rippenbogen kaum überragend	—	—	Am 22. VI. behauptet er Fieber gehabt zu haben, Temperatur am 23. VI. normal, Blutbefund wie immer negativ. Wollte augenscheinlich Pillen für seine Angehörigen haben. Milz im September nicht stärker als im März.
	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe gesunder	Milz 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Klagte niemals während des ganzen Sommers über Fieber oder Unwohlsein.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Klagte in der ersten Zeit über Ohrensausen, später über Diarrhöe; Besserung trat ein nach Verordnung von Diät, die Kur wurde nicht unterbrochen; bei der 2. Intensivkur fühlte sie sich wohler.	Hautfarbe bedeutend besser; Zunahme des Fettpolsters zu konstatieren	Milz gerade noch unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Klagte niemals während des Sommers.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
21 (21)	Gasparini, Pietro Giovanni, 8 Jahre alt, Sohn von 18 u. 19, geb. im Orte, Haus Nr. 6	IV ●̂ ↓ V-VI ●̂*) ↓ VII-XI ●̂	I-III ●̂ VII-X ●̂ oder ● ?	Haut leicht blaß, sonst normal	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen	—	2 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
22 (22)	Gasparini, Stefano, 4 Jahre alt, Sohn von 18 und 19, geb. im Orte Haus Nr. 6	IV ●̂ □̂ ↓ ↓ V ●̂ □̂*) ↓ VI-X ●̂	III ●̂ ? X-XII □ oder □̂ ?	Schmutziggelbe, erdfarbene Haut; schwere Rachitis (Genua valga) kann nicht allein gehen, schwer kachektisch	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen, 3 Querfinger nach links vom Nabel zu tasten	□̂ zahlreiche Stadien	2 mal 1 Pille in 2-3-stündigen Intervallen		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
									1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
23	Gasparini, Giovanni, Sohn v. 18 u. 19, 10 Monate alt, geb. in Leme, Haus Nr. 6	—	IX ○ ↓ X-XII □̂	Ikterische Farbe der Haut und der Bindehäute; schwere Rachitis; Wasserkopf; vollständig kachektisch; wie eine Leiche aussehend	Milz $2^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen	○̂ zahlreiche Gameten und Ringe	2 mal 4 Gramm (*) Esanofelin in 2—3-stündig. Intervallen		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
24	Paropad, Josef, 63 Jahre, Schafhirte, geb. in Pinguente (seit 4 Jahren im Winter in Leme, während des Sommers führt er ein Nomadenleben als Schäfer an den verschiedensten Orten); Haus Nr. 7	Wurde niemals im Orte angetroffen; erst aus den Gemeindelisten ersah ich seine Ortszugehörigkeit		Farbe blaß, sonst normal	Verweigert die Untersuchung	—	3 mal 2 Pillen in 2-3-stündigen Intervallen		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									0	0	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0		
									0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0		
25	Paropad, Peter, Sohn v. 24, 13 Jahre alt, geb. in Pinguente, begleitet seinen Vater als Hirte, Haus Nr. 7	Vgl. 24		Farbe blaß; körperlich schwächlich und klein für sein Alter; sonst normal	Milz handbreit unter dem Rippenbogen zu tasten	□̂ zahlreiche Stadien	2 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe gesund, sichtbare Schleimhäute rot	Milz gerade noch unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Die Eltern gaben an, daß er am 17. und 18. IV. nachts gefiebert habe. Am 20. IV. ergab die Untersuchung normale Temperatur und negativen Blutbefund.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe auffallend gebessert, fast blüh. zu nennen; bedeutende Zunahme des Fettpolsters; kann jetzt allein gehen	Milz 1 Querfinger unter dem Rippenbogen	—	20. IV. ●́ Gameten. 23. IV. ●́ alle Stadien; 2 Intensivkuren: 22. VI. ●́ alle Stadien. Chininkur bis 1. VIII. 6. VIII. negat. 25. VIII. ●́ alle Stadien. IX. u. X. ebenso.	Wie bei Nr. 15 rezidivierte die Tertiana trotz wiederholter Kur weiter. Starb im Dezember 1903 infolge der Rachitis.
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
4 Gramm Esanofelin täglich	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Anfangs erbrach das Kind oft das Heilmittel, behielt es dann aber bei der sofort erfolgenden 2. Eingabe bei sich. Es erholte sich schon bei der 1. Kur in auffallender Weise.	Hautfarbe noch blaß, aber nicht mehr ikterisch	Milz 1 Querfinger unter dem Rippenbogen	—	—	War während des Sommers immer elend und sah dann im Juli wieder ebenso kachektisch aus wie vor den Kuren. Für Malaria konnten aber keine Anhaltspunkte gefunden werden.
	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
2 Pillen täglich	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur etwas unregelmäßig, weil er oft nicht aufzufinden war; er ist seit Jahren gewöhnt, täglich etwas Chinin mit Schnaps zu trinken, und ist nicht zu veranlassen, dieses aufzugehen. Freut sich über Steigerung des Appetits, macht aber sonst beim Einnehmen jedesmal Schwierigkeiten.	Aussehen normal	Milz eben noch unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Verließ am 15. V. den Ort, kehrte erst am 15. XI. zurück; Blutbefund negativ	War während des Sommers als Schäfer im Karst in der Nähe des oberen Plateaus bei Pinguente; behauptet, einige Male Fieber gehabt zu haben. Nichts nachzuweisen.
	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	0	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Aussehen blühend	Milz unter dem Rippenbogen eben noch zu tasten	—	Wie 24	Behauptet ebenso wiederholt Fieber gehabt zu haben. Parasiten nicht nachzuweisen. Aussehen wieder blasser; Milz ca. 2 Querfinger unter dem Rippenbogen, also entschieden vergrößert, daher sind seine Angaben nicht unwahrscheinlich. ? ob Rezidiv oder Neu-Infektion.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	0	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
26 (30)	Gasparini, Simone, 23 Jahre alt, Wald- u. Feldarbeiter, geb. im Orte, (war von seinem 14. Jhr. außerhalb des Ortes; erst seit 3 Jahren wieder in Leme), Haus Nr. 7	VII ● *)	IV ♂ *) IX ○ *)	Hautfarbe blaß, sonst normal	Untersuchung verweigert	♂ 1 Gamet	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
27 (29)	Gasparini, Michela, 42 Jahre alt, Mutter von 26, geb. im Orte, Haus Nr. 7	—	—	Hautfarbe blaß, Hängebauch .	Wandermilz; zur Zeit weit in das Becken reichend, schwer zu palpieren	—	Ebenso			2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2
										2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2
									2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2
28 (31)	Gasparini, Paula, 10 Jahre alt, Tochter v. 27, geb. im Orte, Haus Nr. 7	—	—	Farbe der Haut und der sichtbaren Schleimhäute gesund; ist für das Alter auffallend stark entwickelt; gut genährt; leichte Bronchitis	Milz kaum 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	2 mal 2 Pillen in 2—3-stünddigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
29 (61)	Segala, Anton, Martin, 34 Jhr., Wald- u. Feldarbeiter, geb. in Geroldia (Fieberort), seit 3 Jahren in Leme, Haus Nr. 8	—	—	Farbe gesund; kräftiger Körperbau; guter Ernährungszustand	Milz unter dem Rippenbogen gerade zu tasten	—	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
30 (62)	Segala, Maria, Ehefrau v. 29, 29 Jahre alt geb. in Geroldia (Fieberort), seit 2 Jahren im Orte, Haus Nr. 8	—	IX ○ ♀ X ♂	Schmutziggelbe Farbe der Haut, Blässe der sichtbaren Schleimhäute, gering. Fettpolster	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	

																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Ausführung der Kur																Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
Februar	März																				
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
2 Pillen täglich	2	2	2	0	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe gesund	Milz nicht palpabel	—	—	Fühlte sich während des Sommers immer wohl.
	2	2	2	0	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	0						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Die Kur war etwas unregelmäßig, weil die Frau wiederholt (0) heimlich das Dorf verließ und erst spät abends heimkehrte; sie huldigte der Prostitution in Leme und ging zu dem Zweck auch nach den Nachbardörfern. Hatte bei der Kur keine Beschwerden.	Unverändert	Milz anscheinend etwas kleiner; schwer festzustellen	—	—	Hat während des Sommers nicht über Fieber geklagt.
	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Aussehen blühend	Milz unter dem Rippenbogen eben zu tasten	—	—	Immer gesund und blühend.
	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Aussehen blühend	Unverändert	—	—	Stets gesund.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe sehr gebessert, aber noch etwas blaß; Fettpolster erheblich dicker	Milz den Rippenbogen 1 Querfinger überragend	—	—	Während des Sommers stets gesund.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
31	Segala, Maria, 66 Jahre alt, Witwe, Mutter v. 29, geb. in Geroldia, seit 1 Jahr im Orte, Haus Nr. 8	—	—	Farbe gesund; guter Ernährungszustand. Gibt an, nie Fieber gehabt zu haben und auch niemals irgend eine Medizin genommen zu haben; will trotzdem die Kur durchmachen	Milz nicht palpabel	—	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen			2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2
32	Segala, Gasparo, 5 Jahre alt, Sohn von 29 u. 30, geb. in Geroldia, seit 1 Jahre im Orte, vorher bei der Großmutter (Nr. 31) Haus Nr. 8	—	III ♂ ↓ IV ♂ ↓ V ♂	Farbe der Haut blaß; hat auch in Geroldia angeblich oft Fieber gehabt; die Tropica im Jahre 1902 stammte sicher aus dem Jahre 1901	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	2 mal 1 Pille in 2—3-stündigen Intervallen			1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1
33 (23)	Claric, Johann, Bauer, 42 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	Ließ sich nie untersuchen, weil er angeblich ohnmächtig wird, wenn er Blut sieht! Behauptet, nie Fieber gehabt zu haben. Vgl. aber Milzbefund.		Hautfarbe schmutziggelb; gelblich injizierte Bindehäute; übrige sichtbare Schleimhäute blaß	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	Läßt sich nicht untersuchen	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2 2 2	2 0 2	2 2 2	2 2 2	2 0 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2	2
34 (24)	Claric, Johanna, Ehefrau v. 33, 37 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	Wie 33		Hautfarbe blaß	Milz $1^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 0	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2	2	2
35 (25)	Claric, Michel, Sohn v. 33 und 34, 16 Jahre alt, Feldarbeiter, geb. im Orte, Haus Nr. 8	VIII ○ *) ↓ IX-XI ♂	IV ♂ ↓ VIII ♂? ↓ IX-X ♂	Hautfarbe blaß, Fettpolster gering, sonst normal	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 0 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2	2	2

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Gesund	Milz nicht palpabel	—	—	Immer gesund. Da diese Frau immer an Malariaorten gelebt hat und bei ihrer sonstigen Glaubwürdigkeit auch ihre Angabe, daß sie nie Fieber gehabt habe, Glauben verdient, scheint sio ein Beispiel für natürliche Malaria-Immunität zu sein.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Gesichtsfarbe blühend	Milz unter dem Rippenbogen gerade noch zu tasten	—	—	Während des ganzen Sommers gesund.
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Klagte in den ersten Tagen über Ohrensausen; freute sich dann über Zunahme des Appetits und wurde ein großer Verehrer des Heilmittels.	Gesichtsfarbe, besser aber noch blaß; Lippen dagegen frisch rot	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen	Läßt sich nie untersuchen		Klagte nie über Fieber; wollte aber immer mehr Pillen haben, weil er angeblich sonst nicht ordentlich essen könnto. Er erhielt harmlose nachgeahmte schwarze Pillen und war auch damit zufrieden.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Gesichtsfarbe noch blaß	Milz nicht mehr palpabel	—	—	Klagte nie über Fieber; während sie sich in den Vorjahren nie untersuchen ließ, hatte ich im letzton Jahre nie Schwierigkeiten bei der Blutentnahme.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Farbe gesund	Milz nicht mehr palpabel	—	—	Stets gesund und gut aussehend.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
36 (26)	Claric, Anna, Tochter von 33 und 34, 10 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	Ließ sich bis I. 1903 nie untersuchen. Hat aber sicher öfters gefiebert. Nach dem Januarbefund 1903 hat sie 1902 sicher Quartana gehabt.		Leichte Blässe der Haut; für ihr Alter klein und schwach entwickelt, sonst normal	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	□́ spärlich	2 mal 2 Pillen in 2–3-stündigen Intervallen	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	1	1	1
37 (27)	Claric, Fosca, Tochter von 33 und 34, 7 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	Wie 36. Der Milzbefund läßt ebenfalls auf zahlreiche Fieberanfälle schließen		Leichte Blässe der Haut, sonst normal und kräftig gebaut	Milz 7 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten; gegen die Mitte bis zum Nabel reichend	—	Ebenso	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	1	1	1
38 (28)	Claric, Maria, Tochter von 33 und 34, 7 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	VII ● Ließ sich nur selten untersuchen	III ●́ IX □	Äußerst schmutzigblasse Hautfärbung; Bindehaut gelblich; sehr kachektisch	Milz reicht nach unten und gegen die Mitte bis zum Nabel	□́ zahlreiche Stadien	2 mal 1 Pille in 2–3-stündigen Intervallen	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1	1	1
39	Claric, Theresa, Tochter von 33 und 34, 1 Jahr 8 Monate alt, geb. im Orte, Haus Nr. 8	VIII ● In der Liste vom Jahre 1901 ist diese Nummer irrtümlich ausgelassen worden!	III ●́ ↓ IV—V ●́ IX □ ↓ X □́	Sehr elend, schwer kachektisch; schmutziggelbe Hautfarbe, Bindehäute gelblich	Milz reicht nach unten bis über Nabelhöhe und nach der Mitte bis zum Nabel	□́ zahlreiche Stadien	3 mal 5 Gramm (*) Esanofelin in 2–3-stündigen Intervallen	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	*	*	*

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
1 Pille täglich	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	Konnte die Pillen nicht schlucken; bekam sie stets gelöst mit Sirup. simplex. Sonst ohne Beschwerden.	Gesichtsfarbe blühend; sehr starkes Fettpolster	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen, aber nur in der Tiefe zu tasten	—	—	Sah während des ganzen Sommers blühend gesund aus.
Ebenso	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2	Wie 36.	Wie 36	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Hatte angeblich am 17. IV. Fieber. Temperatur am 18. IV. normal, Blutbefund immer negativ; klagte später nicht mehr über Fieber.
Ebenso	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	Hatte am 16. u. 19. I. während der Kur noch je einen Anfall; Parasiten dabei nur spärlich, und zwar nur Gameten, seither steigendes Wohlbefinden. Erhielt die Pillen gelöst wie Nr. 36.	Auffallendste Besserung; Hautfarbe blühend; starkes Fettpolster	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen und bedeutend schmäler geworden	— Einzelne pigmentführende Leukozyten	—	Soll nach Angabe der Eltern am 17. IV., 20. VI., 6. VIII. Fieber gehabt haben. Die Untersuchung der Temperatur und des Blutes ergab keinen Malariaverdacht. Die Milz war am Ende des Sommers nicht vergrößert gegenüber dem Märzbefund.
5 Gramm Esanofelin täglich	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	* * *	Kur ohne Störung und Beschwerden, die Fieberanfälle hörten sofort mit dem Beginn der Kur auf.	Aussehen gebessert, aber doch noch sehr blaß; Fettpolster ziemlich stark	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	10. IV. ●̂ Gameten. 15. IV. ●̂ alle Stadien. 2 Intensivkuren mit Esanofelin. 18. VI. ●̂ alle Stadien. 1 Intensivkur mit Pillen. 6. VIII. ●̂. 15. IX. □̂. 20. X. □̂.	Dieser Fall stellt ein unheilbares Tertiana-Rezidiv dar. Besonders interessant ist es, daß im September auch die Quartana wieder rezidivierte, vergl. S 439. Starb im Dezember 1903 angeblich au einer Darmkrankheit.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
40 (36)	Precali, Giovanni, Bauer, 58 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 9	—	—	Normal. Entsinnt sich, nur als Kind Fieber gehabt zu haben, seither nicht mehr	Milz eben noch unter dem Rippenbogen zu tasten	—	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	0	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2		
41 (37)	Precali, Cattarina, Ehefrau v. 40, 42 Jahre alt, geb. zu St. Lorenzo (Fieberort bei Leme), seit 19 Jahren im Orte	V ◆ *)	—	Blasse Hautfarbe, Catarrh. ventriculi crhonic.? Stomatitis	Lange schmale Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Wie 40	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2			
								2	2	0	1	1	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2			
42 (38)	Precali, Cattarina, Tochter von 40 und 41, 15 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 9	VII ● *)	X □ ↓ XI ⌂	Schmutziggelbe Hautfarbe, Bindehäute gelblich, übrige sichtbare Schleimhäute blaß, Knochenbau und Muskulatur ziemlich kräftig	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2		
								2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2		
43 (39)	Precali, Giovanna, Tochter von 40 und 41, 12. Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 9	VII ● *)	X □ ↓ XI ⌂	Blasse Haut- und Schleimhautfarbe; sonst normal	Milz gerade unter dem Rippenbogen zu tasten	⌂ spärlich	2 mal 2 Pillen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	2	0	2	2	2	War zuweilen verreist (0), daher Kur etwas unregelmäßig. Sonst ohne Beschwerden. Obwohl dieser Mann nicht malariaverdächtig war, machte er die Kur mit, um als Gemeindevorsteher den anderen Bewohnern mit gutem Beispiel voranzugehen.	unverändert	unverändert	—	—	Klagte nie über Fieber.
	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	0	2	2	0	2	2	2	0	2	0	2	2	0	2						
Wie 40	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Klagte in den ersten Tagen der Kur über heftiges Ohrensausen und starke Bauchschmerzen (daher einige Tage Dosis herabgesetzt); dann keine Störung mehr. Am 23. I. war sie verreist.	Hautfarbe wenig gebessert	Milz 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Klagte nie über Fieber.
	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Beschwerden. War einige Male auf dem Felde nicht zu finden (0).	Haut und sichtbare Schleimhäute noch ziemlich blaß	Milz nur wenig den Rippenbogen überragend	—	—	Kein Malaria-Verdacht während des Sommers.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Blühendes Aussehen	Milz noch unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Wie 42. Sah stets wohl und gesund aus.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
44 (40)	Precali, Angela, Tochter von 40 und 41, $4^1/_4$ Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 9	IV ●ˆ ↓ V ●ˆ ↓ VI ●ˆ*) ↓ VII-XI ●ˆ	III ●ˆ ↓ IV-XI ●ˆ VIII □ ↓ IX-XI □ˆ	Haut und sichtbare Schleimhäute sehr blaß; Knochenbein zart; Muskulatur ziemlich gut entwickelt	Unterer Milzpol in der Höhe der Spin. ant. sup. 8 Querfinger unter dem Rippenbogen, 3 Querfinger vom Nabel nach links	●ˆ massenhaft, alle Stadien □ˆ spärlicher	2 mal 1 Pille	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
								1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
45 (41)	Precali, Maria, Tochter von 40 und 41, 2 Jahre alt, geb. im Orte, Haus Nr. 9	VIII ●[illegible] ↓ IX-XI ●ˆ	I-VIII ●ˆ VIII-XI □	Stark anämisch, sehr elend	Milz 7 Querfinger unter dem Rippenbogen; 3 Querfinger links vom Nabel begrenzt	□ˆ spärlich	3 mal 5 Gramm (*) Esanofelina in 2—3-stündigen Intervallen	*	*	*	*	*	0	*	*	?	*	*	*	*	*	*	*	*	*
								*	*	*	*	?	0	*	?	?	*	*	*	*	*	*	*		
								*	*	*	*	0	0	*	0	?	*	0	*	*	*	*	*		
46	Fabiani, Antonio, Knecht bei 40, 16 Jahre alt, geb. in Prodanic (Fieberort) seit einem Monat im Orte, Haus Nr. 9	Hat angeblich früher viel Fieber gehabt; in den beiden letzten Jahren seltener		Schmutzigblasse Hautfarbe und Blässe der sichtbaren Schleimhäute; klagt über Druck im Abdomen	Die Milz überragt den Rippenbogen in der vorderen Axillarlinie 3 Querfinger, in der linken Parasternallinie über 7 Querfinger; in der Mittellinie 4 Querfinger nach unten vom Nabel, nach links 3 Querfinger vom Nabel; unterer Milzpol 4 Querfinger über der Symphyse	□ˆ spärlich	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0		
								2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
Ebenso	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Kur ohne Störung und Beschwerden; zeigte schon nach der ersten Kur blühende Gesichtsfarbe.	Blühendes Aussehen	Milz reicht noch handbreit unter den Rippenbogen u. ist 4 Querfinger vom Nabel nach links begrenzt	Einzelne Pigmentkörner in Leukozyten, keine erhaltenen Parasiten	Parasiten wurden zwar bei den monatlichen Untersuchungen nie gefunden, doch traten immer wieder pigmentführende Leukozyten in geringer Zahl auf; erhielt im April noch eine Intensivkur.	Hatte angeblich am 10. IV. einen Fieberanfall. Am 11. IV. war zwar die Temperatur normal und der Blutbefund parasitenfrei; trotzdem gab ich noch eine Intensivkur, um zu sehen, ob die Milz noch weiter zurückginge; das war nicht der Fall, vielmehr schien sie wieder im August etwas vergrößert zu sein. Trotz des negativen Parasitenbefundes glaube ich daher, daß das Kind nicht von der Malaria geheilt ist. Latente Malaria? Vgl. S. 439 u. f.
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1						
5 Gramm Esanofelina täglich	0	0	*	*	?	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Dieses Kind war bei der Eingabe des Medikamentes stets sehr widerspenstig, erbrach meistens das erste Mal, zuweilen auch bei der gleich darauf erfolgenden zweiten Eingabe (?), so daß in diesen Fällen nicht gesagt werden konnte, wieviel von dem Heilmittel im Magen geblieben war; eine dritte Eingabe wurde dann nicht mehr gemacht. — Sie erhielt im April noch zwei Intensivkuren, weil die beiden ersten nicht vollständig waren.	Aussehen bedeutend gebessert, aber noch blaß	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen u. 4 Querfinger vom Nabel nach links; aber sehr dünn u. schmal	—	—	Die Milz war nach den zwei Aprilkuren nicht mehr kleiner geworden. Am 10. VII. und 14. IX. soll sie angeblich Fieber gehabt haben. Ich fand die Temperatur an den folgenden Tagen normal und niemals Parasiten oder Pigment. Latente Malaria ist aber nicht von der Hand zu weisen. An der Milz war eine deutliche Vergrößerung nicht wahrzunehmen.
	*	*	*	*	*	*	?	*	*	*	*	*	*	*	*						
	0	*	*	*	*	*	*	*	*	?	0	*	*	*	*						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Am 13. I. war der letzte Fieberanfall; klagte oft über Ohrensausen und Bauchschmerzen; wollte einige Male die Kur ganz aufgeben und mußte mit aller Energie und Überredungskunst zur Einnahme der Pillen gezwungen werden. Bei der zweiten Kur fand er sich wohler.	Haut und sichtbare Schleimhäute ziemlich gut gefärbt	Milz reicht noch bis zum Nabel, aber wesentlich dünner und schmäler	—	—	Er erhielt im Anschluß an die Märzkur noch zwei Intensivkuren à 15 Tage, um zu sehen, ob die Milz noch weiter zurückgehen würde; am 20. IV. war die Milz aber noch in Nabelhöhe und zwei Querfinger von der Mittellinie nach links zu tasten; am 18. VIII. überragte sie wieder ca. 2 Querfinger die Nabelhöhe nach unten, war also deutlich vergrößert. Behauptet am 14. IX. Fieber gehabt zu haben; Blutbefund negativ wie immer, Temperatur am 17. XI. 38,3. War bis Ende März 1904 frei von Parasiten.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
47 (43)	Giugovaz, Giacomo, Bauer, 37 Jahre alt, geb. in Orsera (Fieberort), seit 23 Jahren in Leme, Haus Nr. 10	—	—	Schmutzigblasse Hautfarbe, kräftiger Körperbau, gutes Fettpolster; klagt über Magenbeschwerden und Verstopfung; behauptet bis 1901 nie Fieber gehabt zu haben, seitdem aber 2—3 mal im Jahre	Milz 2 Querfinger den Rippenbogen überragend	—	Wie 46	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2			
48 (44)	Giugovaz, Maria, Ehefrau v. 47, 35 Jhr. alt, 2. Frau ihres 2. Mannes, geb. in Leme, Haus Nr. 10	—	—	Blässe der Haut; Retroflexio uteri; sonst normal	Milz den Rippenbogen um fast 3 Querfing. überragend	—	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2		
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2		
49 (45)	Giugovaz, Teresa, Tochter von 47 aus 1. Ehe, 14 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 10	War außerhalb des Ortes bei Verwandten	II ⌂ III ⌂	Leichte Blässe der Haut, sonst normal u. für ihr Alter sehr kräftig entwickelt	Milz reicht bis zum Nabel; leicht beweglich	—	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
50 (46)	Giugovaz, Giovanna, Tochter von 47 aus 1. Ehe, 11 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 10	VI ♂ ↓ VII ♂*) □ ↓ VIII ⌂	III ⌂ ↓ IV ⌂ ♂ ↓ V-VII ♂ ↓ X-XI ♂	Leichte Blässe der Haut, zarter Knochenbau, schwache Muskulatur, leichter Bronchialkatarrh	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	♂ spärliche Gameten	2 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			

																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Ausführung der Kur																Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
Februar	März																				
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
Wie 16	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	War am 27. I. verreist. Sonst ohne Störung und Beschwerden. War ein großer Verehrer der Heilmittel, behauptete, er könne viel besser essen seit der Kur.	Schlechte Hautfarbe unverändert	Milz nicht mehr palpabel	—	—	Hatte am 4. III. Fieber fraglicher Natur (39,2° gemessen); Malariaparasiten wurden nicht gefunden. Klagt während des Sommers immer über den Magen und Appetitlosigkeit.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Bessere Hautfarbe; starkes Fettpolster	Milz $1^1/_2$ Querfinger den Rippenbogen überragend	—	—	Klagte im September über Fieber; es wurden keine Anhaltspunkte dafür gefunden; wollte augenscheinlich nur Pillen für ihren Mann haben, der immer vergeblich darum gebeten hatte.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Blühendes Aussehen; starkes Fettpolster	Milz sehr leicht beweglich, reicht nur etwa 2 Querfinger über den Rippenbogen hinaus	—	—	Während des ganzen Sommers wohl und gesund aussehend.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe noch blaß; keine wesentliche Besserung	Milz noch $3^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten! Die Milz ging auch nach einer weiteren Intensivkur im April nicht mehr zurück	—	—	Sah während des ganzen Sommers blaß aus. Während des April wurde noch eine Intensivkur angewandt, um zu sehen, ob die Milz sich verkleinern würde; dieses war aber nicht der Fall. Über Fieber klagte sie niemals; der Blutbefund war auch stets negativ bis III. 1904.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
51 (47)	Giugovaz, Angela, Tochter von 47 aus 1. Ehe, 7 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 10	V ● ↓ VI ● ↓ VII-VIII ●	II ● ↓ III ● ↓ IV ● ↓? VII ● ●? ↓ VIII ● ↓ IX ● □ ↓ X □ ↓ XI □	Stark anämisch, kachektisches Aussehen, für ihr Alter sehr klein und schwach entwickelt; chronische Bronchitis	Milz 7 Querfinger unter dem Rippenbogen, 2 Querfinger vom Nabel nach links	□ spärlich	Anfangs 2, dann 1 Pille 2 mal täglich. 2. Kur 2 Pillen 2 mal täglich	2	2	2	2	2	2	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
								2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0	1	1	1	1	1		
52	Mochnic, Martin, Knecht bei 47, 12 Jahre alt, geb. in Prodanic (Fieberort), seit XII. 1902 in Leme, Haus Nr. 10	War nicht im Orte; gibt an, oft an Fieber zu leiden		Schmutziggelbe Hautfarbe; Bindehäute gelblich; leichte Geräusche am Herzen; Abdomen etwas aufgetrieben	Milz unter dem Rippenbogen gerade noch zu tasten	□ spärlich ● reichlich in allen Stadien	2 mal 2 Pillen in 2–3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
53	Mendicovic, Josef, Feldarbeiter, Colono bei 47, 26 Jahre alt, geb. in Dignano, seit $1^1/_4$ Jahr in Leme, Haus Nr. 11	Behauptet in Dignano noch nicht gefiebert zu haben	VIII ○ ↓ IX–X ○	Leichte Blässe der Haut, sonst normal	Milz wegen zu starker Spannung der Bauchdecken niemals sicher zu begrenzen, aber sicher vergrößert	—	3 mal 2 Pillen in 2–3-stündigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
54	Mendicovic, Eufemia, Ehefrau von 53, 24 Jahre alt, geb. bei Dignano, seit 1 Jahre in Leme, Haus Nr. 11	Wie 53		VI ●? ↓ VII–X ●	Blasse schmutziggelbe Hautfarbe, Blässe der sichtbaren Schleimhäute, sieht sehr gealtert aus; Gravidität	Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
									2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	
									2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	

																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Ausführung der Kur																Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
Februar	März																				
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
1 Pille täglich	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Würgte anfangs oft bei der Eingabe der Pillen; erkrankto am 21. an Influenza mit hohem Fieber, Erbreehen, Husten (1 Tag hier ganz ausgesctzt); daher Kur herabgesetzt. Die zweite Kur verlief normal und ohne Besehwerden. Die Pillen wurden jetzt gelöst mit Syrupus simplex gegeben.	Aussehen bedeutend gebessert; Bronchitis besteht noch	Milz reicht noch bis zum Nabel nach unten und ist 3 Querfinger von der Mittellinie nach links zu tasten	—	—	Kam im Juni wegen der Bronchitis nach Pola in das Krankenhaus; kehrte am 10. Juli nicht gebessert zurück. Ist während des ganzen Sommers kränklich, soll auch öfters Fieber haben. Wir fanden weder in den Temperaturmessungen noch im Blutbefunde Anhaltspunkte für Malaria.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschworden.	Gesichtsfarbe frisch rot; Schleimhaut rot	Milz nicht mehr palpapel	—	—	War während des Sommers immer gesund.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
2 Pillen täglich	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	Kur ohno Störung und Besehwerden.	Gesichtsfarbe gesund	Milz nicht genau zu begrenzen (vgl. vorher)	—	—	War während des Sommers immer gesund.
	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Hautfarbe bedeutend besser, wenn auch noch blaß	Milz gerade noch unter dem Rippenbogen tastbar	—	—	Klagte am 15. September über Fieber. Am 16. Temperatur normal, Blutbefund negativ. Gebar am 30. August einen Sohn.
	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
55 (56)	Precali, Martino, Bauer, 46 Jahre alt, Bruder von 40, geb. im Orte, Haus Nr. 12	—	—	Sehr schlechter Ernährungszustand; blasse Hautfarbe, Bronchitis chronica	Milz reicht bis zum Nabel	—	Ebenso				2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2
											2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	2	2
											2	2	2	2	2	2	0	0	2	0	2	0	2	2	2
56 (57)	Precali, Eufemia, Ehefrau von 55, 42 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 12	—	—	Blasse Hautfarbe; am Herzen leichte systol. Geräusche; Leber und Milz gesenkt, Hängebauch, Nabelbruch	Milz leicht gesenkt, bis 4 Querfinger oberhalb des aufsteigenden Schambeinastes, nach rechts 3 Querfinger vom Nabel	—	Wie 55			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
57 (58)	Precali, Maria, Tochter von 55 und 56, 15 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 12	v—vi ♂*)	—	Gesichtsfarbe leicht blaß, sonst normal und für ihr Alter sehr kräftig entwickelt	Milz reicht bis in Nabelhöhe	—	Ebenso			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
58 (59)	Precali, Natalia, Tochter von 55 und 56, 10 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 12	v ♂*) ↓ vi-vii ♂	ix □ ↓ x ⌂	Gesichtsfarbe leicht blaß; an der Herzspitze ein leises erstes Geräusch	Milz handbreit unter dem Rippenbogen nach unten reichend, 3 Querfinger nach links vom Nabel begrenzt	—	2 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1
										2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
Ebenso	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	War wiederholt verreist oder auf dem Felde nicht zu finden, daher Kur etwas unregelmäßig; er erhielt nach der zweiten Intensivkur im März—April noch eine dritte.	Aussehen nicht wesentlich gebessert	Milz $2^1/_2$ Querfinger den Rippenbogen überragend	—	—	Klagte am 23. IV., 25. VIII. und 17. IX. über Fieber. DioTemperaturmessungen und Blutbefunde gaben keine Anhaltspunkte für Malaria. Latente Malaria ist nicht ohne weiteres auszuschließen.
	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	0	2	2						
Wie 55	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Gesichtsfarbe besser	Änderung nicht festzustellen	—	—	Klagte nie über Fieber.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Blühendes Aussehen	Milz 3 Querfinger den Rippenbogen überragend	—	—	Hatte während des ganzen Sommers blühende Gesichtsfarbe und klagte nie über Fieber.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
1 Pille täglich	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Erhielt die Pillen gelöst in Syrupus simplex, da sie dieselben nicht schlucken konnte, sonst ohne Störung und Beschwerden.	Blühendes Aussehen	Milz $2^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	—	Klagte während des Sommers nie über Fieber.
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
							Protokoll über die																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
59 (60)	Precali, Sereno, Antonio, Sohn von 55 und 56, 3 Jahre alt, geb. in Leme, Haus Nr. 12	IV ●̂ ↓ V ●̂ *) ↓ VII ●̂	IX □ ↓ X-XII □̂	Schmutzigblasse, leicht cyanotische Haut, Rhachitis	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	□̂ spärlich	2 mal 1 Pille	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1	1	1
60	Grbac, Matheus, Colono bei 55, 33 Jahre alt, geb. in Lemice, zog am 20. II. 1903 nach Leme, Haus Nr. 12	Gibt an, oft Fieber gehabt zu haben, zuletzt vor sechs Monaten; er klagt über häufige Bauchschmerzen		(Aufgenommen am 22. II.) Haut und sichtbare Schleimhäute blaß; leichte Bronchitis	(Aufgenommen am 22. II.) Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	Parasitenbefund am 22. II. —	3 mal 2 Pillen																		
61	Grbac, Giovanna, Ehefrau von 60, 40 Jahre alt (aber 2. Ehe) seit 20. II. 1903 in Leme, Haus Nr. 12	Hat angeblich oft Fieber gehabt; seit 19. II. Influenza mit hohem Fieber		Haut blaßgelb; Influenzapneumonie (22. II.)	(22. II.) Milz 4 Querfinger unter dem Rippenbogen	(22. II.) —	3 mal 2 Pillen																		
62	Grbac, Giorgio, Sohn von 60 und 61, 7 Monate alt, seit 20. II. 1903 in Leme, Haus Nr. 12	—	Hat angeblich seit der Geburt an Bauchschmerzen gelitten; über Fieber wissen die Eltern nichts auszusagen	(22. II.) Rhachitis. Influenza, Ekzem auf dem Kopf; sehr elender kachektischer Zustand	(22. II.) Milz den Rippenbogen 2 Querfinger überragend	(22. II.) □̂ spärlich	2 mal 4 Gramm (*) Esanofelina																		

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
Starb am 5. Februar																—	—	—	—	—	Das Kind, welches sich schon während der ersten Kur sehr erholt hatte, erkrankte am 1. Febr. an Influenza u. starb am 5. Februar plötzlich, wahrscheinlich an Pneumonie. Die Sektion wurde leider verweigert.
—	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	An die Märzkur, die ohne Störung und Beschwerden verlief, schloß sich eine Periode mit je 2 Pillen pro Tag an und vom 1. April ab eine zweite Intensivkur von 15 Tagen.	(Aufgenommen am 16. IV.) Gesichtsfarbe noch blaß	Milz 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten (am 16. IV.)	Am 16. IV. —	Verließ bereits am 20. IV. den Ort und verzog in die Nähe von Pola, Befund an diesem Tage negativ	—
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
—	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Wie bei 60 wurde die zweite Intensivkur im April regelrecht durchgeführt.	(16. IV.) Hautfarbe kaum gebessert	(16. IV.) Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	(16. IV.) —	(20. IV.) — Verzog am 20. IV. aus Leme	—
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
—	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Wie bei 60 und 61. Beide Intensivkuren wurden gut vertragen, das Kind erholte sich sichtlich.	(16. IV.) Haut noch blaß, aber bedeutend gebessert	(16. IV.) Milz gerade noch unter dem Rippenbogen zu tasten	(16. IV.) —	(20. IV.) — Verzog am 20. IV. aus Leme	—
	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die … Tagesdosen des Heilmittels	Januar 14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
63	Sporar, Giovanni, Sohn von 61 aus 1. Ehe, 12 Jahre alt, seit 20. II. 1903 in Leme, Haus Nr. 12	Soll angeblich viel an Fieber gelitten haben		(22. II.) Blasse Hautfarbe; anämisch; Skoliosis dextra convexa	(22. II.) Milz reicht bis in Nabelhöhe und erreicht die Mittellinie	(22. II.) —	2 mal 2 Pillen																		
64	Sajina, Martin, Waldarbeiter, 44 Jahre alt, geb. in Lindar bei Pisino, seit 26. XII. 1902 in Leme, Haus Nr. 3	Gibt an, immer viel Fieber gehabt zu haben, auch bis in den letzten Tagen		Anämisch; sehr abgemagert; Bronchitis; scheint Alkoholiker zu sein	Nicht zu tasten	—	3 mal 2 Pillen täglich	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2				
65	Sajina, Josef, Sohn von 64, Waldarbeiter, 17 Jahre alt, geb. in Lindar, seit 26. XII. 1902 in Leme, Haus Nr. 3	Gibt an, oft an Fieber zu leiden		Blasse Hautfarbe; Bronchitis, sehr mager	Milz $2^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	♂ massenhaft alle Stadien	Ebenso	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2	2 2 2				

Ausführung der Kur																IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März															Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
—	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Wie bei 60—62. Beide Kuren ohne Störung und Beschwerden.	(16. IV.) Hautfarbe gebessert, aber noch blaß	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	(16. IV.) —	(20. IV.) — Verzog am 20. IV. aus Leme	—
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						
Verzog am 30. I. aus Leme	Verzog am 30. I. aus Leme															Kur ohne Störung und Beschwerden.	(29. I.) Aussehen nicht verändert	(29. I.) Unverändert	(29. I.) —	—	Die Familie Sajina (Nr. 64—70), die erst Ende Dezember 1902 aus der Umgegend von Pola, aus einem der fieberreichsten Bezirke Istriens nach Leme gezogen war, bot ein Bild des denkbar größten Elends. Sie bewohnte in Leme eine Art von Keller, in dem ein einziges Bett, ein altes Faß mit Bevanda (gewässertem Wein) u. ein halbzerbrochener Tisch die ganze Einrichtung bildete. In zerrissene alte Fetzen gehüllt kauerten die Kinder den ganzen Tag um das offene, qualmende Feuer am Boden des Wohnraumes, das zugleich als Herdfeuer diente; traurig, lautlos, apathisch, meist vom Fieber geschüttelt, eins an das andere geschmiegt. Die Ernährung war karg, meist nur aus Polenta bestehend. Die Fieberanfälle blieben bald nach Beginn der Kur aus und die Kinder erholten sich sichtlich, besonders Cattarina.
Wie 64	Wie 64															Wie 64.	(29. I.) Hautfarbe wesentlich gebessert	(29. I.) Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	(29. I.) —	—	

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
							Protokoll über die																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
66	Sajina, Cattarina, Tochter v. 64, 16 Jahre alt, usw. wie bei 64, Haus Nr. 3	Hat angeblich schon seit mehreren Jahren oft Fieber		Blaßgelbe Hautfarbe; Bindehäute gelblich; Schleimhäute sehr blaß	Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	♂ zahlreiche Stadien	Wie 65	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
67	Sajina, Antonio, Sohn von 64, 13 Jahre alt, usw. wie bei 64	Soll in früheren Jahren viel gefiebert haben, in den letzten nicht mehr		Anämisch	Milz nicht zu tasten	—	2 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
68	Sajina, Franz, Sohn von 64, 11 Jahre alt, usw. wie bei 64	Wie 67		Blässe der Haut und der sichtbaren Schleimhäute	Milz nicht zu tasten	—	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
69	Sajina, Maria, Tochter v. 64, 10 Jahre alt, usw. wie bei 64	Soll sehr oft Fieber haben, bis zu den letzten Tagen		Schmutzigblasse Hautfarbe; sehr abgemagert	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	♂ zahlreiche Stadien	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
70	Sajina, Vincenz, Sohn von 64, 5 Jahre alt, usw. wie bei 64	Fiebert angeblich sehr oft		Blasse Hautfarbe, sichtbare Schleimhäute blaß; stark abgemagert	Milz überragt etwa $^1/_2$ Querfinger den Rippenbogen	♂ zahlreiche Stadien	Ebenso	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			
								2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2			

Ausführung der Kur: Februar	Ausführung der Kur: März (4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18)	IX Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	X Somatischer Befund nach der Kur	XI Milzbefund nach der Kur	XII Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	XIII Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	XIV Sonstige Bemerkungen
Wie 64	Wie 64	(29. I.) Befand sich während der Kur sehr wohl und lebte ordentlich auf.	(29. I.) Hautfarbe fast blühend zu nennen	(29. I.) Milz kaum 1 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	(29. I.) —		
Wie 64	Wie 64	(29. I.) Kur ohne Störung und Beschwerden.	(29. I.) Aussehen wenig gebessert	(29. I.) Unverändert	(29. I.) —		
Wie 64	Wie 64	(29. I.) Wie 67.	(29. I.) Wie 67	(29. I.) Unverändert	(29. I.) —		
Wie 64	Wie 64	(29. I.) Wie 67.	(29. I.) Gesichtsfarbe frischer	(29. I.) Milz 2 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	(29. I.) —		
Wie 64	Wie 64	(29. I.) Wie 67.	(29. I.) Wenig verändert	(29. I.) Milz nicht mehr zu tasten	(29. I.) —		

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
71 (1)	Ferjancic, Franz, k. k. Förster, 42 Jahre alt, geb. zu Idria (Krain), seit $2^1/_2$ Jahren in Leme, Haus Nr. 1	IV δ*) ↓ V-VIII δ ↓ XI δ	I—V δ ↓ VII—XII δ IX □ ↓ X □̂	Leichte Blässe der Haut und der sichtbaren Schleimhäute, sonst normal; kräftiger Körperbau	Milz ist unter dem Rippenbogen gerade zu tasten	δ spärliche Gameten	3 mal 2 Pillen in 2—3-stündigen Intervallen	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2
								2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
72 (2)	Ferjancic, Teresa, Ehefrau von 71, 35 Jahre alt, usw. wie bei 71	VIII ● *)	III ●́ ↓ IV ●́	Leichte Blässe der Haut und der sichtbaren Schleimhäute, sonst normal; nährt ein Brustkind; Mammae milchreich	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
73 (4)	Stuckel, Luigia, Schwester von 72, 30 Jahre alt, ledig, usw. wie bei 71	VIII ●*)	IV ●́ ↓ V-VI ●́	Ziemlich gute Gesichtsfarbe; kräftig gebaut	Milz 3 Querfinger unter dem Rippenbogen zu tasten	—	Ebenso			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
										2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	

Ausführung der Kur		IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18	Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
2 Pillen täglich bis zum 20. II.	Wurde am 20. II. von Leme versetzt; zog in die Nähe von Görz in eine fieberfreie Gegend. Erhielt für sich und seine Familie das Material für die zweite Intensivkur mit.	Klagte am Anfang der Kur über Kopfschmerzen und Ohrensausen; beides schwand aber bald, er fühlte sich bedeutend wohler; Steigerung des Appetits.	Gesichtsfarbe am 20. II. gesunder	Milz nicht palpabel am 20. II.	— (20. II.)	Nicht untersucht	Laut brieflicher Mitteilung vom 12. Nov. hat weder er selbst noch seine Familie während des Sommers Fieberanfälle gehabt. Die zweite Intensivkur haben alle, wie er behauptet, regelrecht durchgemacht. Da er ein großer Verehrer des Heilmittels war und sich während der Jahre 1901 und 1902 als eifriger u. intelligenter Gehilfe bei meinen Malariaarbeiten im Dorfe bewährt hatte, hege ich keinen Zweifel an seiner Glaubwürdigkeit.
Ebenso	Wie 71	Klagte auch anfangs über Ohrensausen, dann zunehmendes Wohlbefinden. Sie behauptet, daß ihr Brustkind seit der Kur viel kräftiger zunehme.	Gesichtsfarbe am 20. II. frisch rot	Milz $2^1/_2$ Querfinger unter dem Rippenbogen (am 20. II.)	— (20. II.)	Wie 71	Vgl. 71.
Ebenso	Wie 71	Wie 72.	Gesichtsfarbe am 20. II. blühend	Milz unverändert	— (20. II.)	Wie 71	Vgl. 71.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII																		
Journal-Nummer	Name, Vorname, Alter, Beruf, Geburtsort (seit wann in Leme), Hausnummer	Parasitenbefunde während des Jahres 1901 (vgl. Zeichenerklärung S. 460)	Parasitenbefunde während des Jahres 1902	Somatischer Befund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Milzbefund vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Parasitenbefund im Blut vor Beginn der Kur (aufgenommen am 2. bis 13. Januar 1903)	Protokoll über die																		
							Tagesdosen des Heilmittels	Januar																	
								14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
74 (3)	Ferjancic, Teresa, Tochter von 71 und 72 5 Jahre alt, usw. wie bei 71	IV ⌂ ↓ VI ⌂*) ↓ ? X ⌂ oder □ ?	II ⌂ ↓ IV—VII ⌂ ↓ X—XI ⌂	Haut sehr blaß, ebenso die sichtbaren Schleimhäute; Conjunctiva leicht gelblich	Milz reicht bis an das Becken; unterer Pol 3 Querfinger vom aufsteigenden Schambeinast; 3 Querfinger vom Nabel nach links	⌂ spärlich	2 mal 1 Pille in 2—3-stündigen Intervallen			1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1
75	Ferjancic, Maria, Tochter von 71 und 72, geb. 1. XI. 1902 in Leme, Haus Nr. 1		—	Gesund	Nicht zu tasten	—	Nicht behandelt																		
76	Millotic, Cattarina, Tochter von 10 und 11, geb. in Leme am 26. XII. 1902, Haus Nr. 3		—	Hereditäre Lues; keine Anzeichen von Malaria	Nicht zu tasten	—	Nicht behandelt																		
77	Claric, Martha, Tochter von 33 und 34, geb. in Leme am 18. XI. 1902, Haus Nr. 8		—	Gesund	Nicht zu tasten	—	Nicht behandelt																		
78	Mendicovic, Josef, Sohn von 53 und 54, geb. in Leme am 30. VIII. 1903, Haus Nr. 11																								

Ausführung der Kur		IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Februar	März 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18	Bemerkungen über die Ausführung der Kur und Angaben der Patienten über das Befinden während derselben	Somatischer Befund nach der Kur	Milzbefund nach der Kur	Parasitenbefund unmittelbar nach Beendigung der Kur (aufgenommen am 18. bis 20. März 1903)	Parasitenbefund während der Zeit vom 20. März bis 1. Nov. 1903	Sonstige Bemerkungen
1 Pille täglich bis zum 20. II.	Wie 71	Kur ohne Störung und Beschwerden.	Aussehen am 20. II. bedeutend gebessert	Milz etwas verkleinert	— (20. II.)	Wie 71	Vgl. 71.
							Angeblich ohne Fieber geblieben während des ganzen Sommers.
						—	Stets fieber- und parasitenfrei; vgl. Nr. 10 und 11.
						—	Fieberfrei und ohne Malariasymptome während des ganzen Sommers.
						Seit 1. IX. untersucht; stets negativ	Blieb seit der Geburt frei von Fieber.

Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden.

Bekanntlich bewohnen auch einige Vertreter der Gruppe der Rhizopoden als Parasiten den menschlichen Körper. Der für die Medizin wichtigste Wurzelfüßler ist die Amoeba coli Lösch. Die Streitfrage, ob die unter diesem Speziesnamen zusammengefaßten Organismen, die den menschlichen Darmkanal bewohnen, stets nur harmlose Kommensalen sind oder krankheitserregende Eigenschaften besitzen können, ist noch nicht gelöst. Wir wissen nicht einmal, ob die Amoeben des gesunden und kranken Darms derselben zoologischen Art angehören; denn die mehr oder weniger große Ähnlichkeit, die diese beiden Formengruppen nach der Aussage der bisherigen Untersucher haben sollen, bezieht sich auf die äußerlich ähnlichen beweglichen vegetativen Stadien der Amoeben und auch diese sind nur sehr unvollständig untersucht, so daß eine Entscheidung dieser Frage nach den bisherigen Forschungsresultaten nicht möglich ist. Aufklärung dürfte hier am ehesten das Studium der Fortpflanzung und Entwicklung einerseits der Amoeben des gesunden Darms, andererseits der des kranken ergeben. Zeigt sich der Entwicklungszyklus bei beiden Formen gleich, dann ist man zu der Annahme berechtigt, daß im kranken Darm die Parasiten wohl nur nebensächliche Bedeutung haben, jedenfalls nicht die primären Krankheitserreger sind.

Die Kenntnis dieser Entwicklung ist meines Erachtens das erste Postulat der Protozoenforschung; erst nach seiner Erfüllung kann sie im Verein mit der experimentellen Medizin an die Ermittlung pathogener Eigenschaften bei den Amoeben mit Erfolg herantreten. Die Idee auf diesem Gebiet mit Reinkulturen wie in der Bakteriologie zu arbeiten ist meiner Meinung nach ebenso unrichtig, wie die Zumutung, von Bandwürmern, Coccidien, Malariaparasiten oder sonstigen tierischen Parasisen Reinkulturen zu verlangen. Alle diese Organismen sind schmarotzende Tiere, die eng an ihren Wirt in allen ihren Lebenserscheinungen angepaßt sind, und nicht vegetierende Pflanzen, die, wenn man ihnen zusagende Nahrung gibt, auch in anderen Medien als in den natürlichen wachsen. Die Wege, welche die Protozoenforschung zu gehen hat, sind, wie ja die neuere Coccidien- und Malariaforschung beweisen kann, andere als die der Bakterienkunde. Hier muß man den Parasiten zunächst auf ihren natürlichen Lebenspfaden Schritt für Schritt folgen, d. h. ihre ganze Entwicklung studieren, bevor man zu den Experimenten über ihre krankheitserregenden Fähigkeiten schreiten kann.

Auf Grund dieser Erwägungen habe ich schon vor acht Jahren Untersuchungen über die Entwicklung der parasitären Rhizopoden des menschlichen Darmkanals begonnen und mit Unterbrechungen bis jetzt fortgeführt.

Es stellte sich bei dem Mangel an genügenden Vorarbeiten bald die Notwendigkeit heraus, zunächst freilebende Organismen dieser Protozoengruppe zu studieren; denn Anpassungen an den Parasitismus sind oft ohne Kenntnis verwandter freilebender Formen nicht zu verstehen. Überdies führte mich die Faecesuntersuchung zu Formen, die nur vorübergehend den Darm zu bewohnen scheinen und ihre Hauptentwicklung als beschalte Rhizopoden in der Außenwelt durchmachen.

Leider waren unsere Kenntnisse über die Fortpflanzung der freilebenden Rhizopoden selbst noch viel zu gering, als daß man sie für vergleichende Studien verwerten konnte. Besonders galt und gilt dies noch heute für die eigentlichen Amoebaea, nackte sowohl als beschalte. Die einzige sogenannte echte Amoebe (d. h. die man für einen selbständigen Organismus allgemein hält), von der wir außer der Teilung etwa Näheres über weitere Entwicklung wissen, ist die bekannte große Süßwasserform, Amoeba proteus. Hier hat Scheel[1]) die Encystierung und multiple Brutbildung entdeckt. Daß man aber auch von dieser Amoebe nur einen Teil ihres Zeugungskreises kennt, geht daraus hervor, daß ich unter den vegetativen, d. h. frei umherkriechenden Stadien dieser Art neben einkernigen oft mehrkernige fand; es ist mir wahrscheinlich geworden, daß außer der bekannten, sich durch Teilung fortpflanzenden, einkernigen Generation, die am Ende ihres vegetativen Lebens sich encystiert und durch Schizogonie vermehrt, noch eine zweite, mehrkernige existiert, die vielleicht ihr vegetatives Leben mit einer Geschlechtstätigkeit beendet, wie wir dies von manchen marinen Rhizopoden wissen oder als wahrscheinlich vermuten (Trichosphaerium, Foraminiferen, Radiolarien usw.) Der Fernerstehende meint — ich habe es oft von Medizinern und selbst Zoologen gehört —, die Amoeben des Zoologen wären eine wohlgeordnete und gut charakterisierte Gruppe des Protozoen-Systems. Dies ist leider keineswegs der Fall, vielmehr ist die systematische Kategorie der Amoebaea ein durchaus künstlicher Notbehelf, ein Sammeltopf der heterogensten Elemente, aus dem wohl hier und da eine Form, deren Entwicklung man bruchstückweise kennen lernt, herausgenommen wird, in dem aber zurzeit ein solches Chaos herrscht, daß noch viele Jahre angestrengter Forschung nötig sein werden, um eine auf natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen basierende Anordnung zu schaffen. Gibt es doch nur wenige Protistengruppen, bei denen nicht schon amoebenähnliche Entwicklungsstadien, trotz unserer geringen Kenntnisse gefunden wären. Je weiter die Protistenkunde fortschreitet, desto mehr verstärkt sich der Verdacht, daß viele der sogenannten Amoeben gar nicht selbständige Organismen sind, sondern nur vorübergehende Entwicklungsstadien anderer Protozoen und Protophyten. — Am wenigsten wahrscheinlich ist diese Annahme jedoch für diejenigen amoebenähnlichen Rhizopoden, welche eine wohlcharakterisierte Schale besitzen und bei denen man fand, daß durch eine eigenartige Fortpflanzung, welche die Eigenschaften der Teilung und Knospung in sich vereinigt, Individuen hervorgebracht werden, welche dem Muttertier in allen morphologischen Charakteren ähnlich sind. Es sind dies die Formen, welche man unter dem Namen „Thecamoebaea“ zusammengefaßt und den nackten Amoeben, den „Gymnamoebaea“ gegenübergestellt hat. Ich halte es für vorteilhaft, wenn Fortpflanzungsstudien über Amoebaea auf diesem, etwas festeren Boden der Thecamoebaea beginnen, um von da einen sicheren Ausgangspunkt zu gewinnen.

Für mich selbst boten die vielen mir unverständlichen Vorgänge bei der Foraminiferen-Entwicklung, die ich seit Beginn meiner Protozoen-Arbeiten untersuche, die direkte Veranlassung,

[1]) C. Scheel, Beiträge zur Fortpflanzung der Amoeben, in: Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena (Gustav Fischer), 1899, S. 569.

auch die Testaceen des Süßwassers zum Vergleich heranzuziehen. Die merkwürdigen Kernverhältnisse, die ich bei den Foraminiferen fand[1]), führten mich zu den systematisch nächststehenden Gruppen, um Aufklärung zu suchen.

Als bequemstes Material wählte ich nach längerem Probieren die bekannte Süßwasser-Testacee Centropyxis, die sich in Zuchtgläsern auf Diatomeenrasen gut halten ließ und jederzeit leicht zu beschaffen war. Diese Untersuchungen, die schon 1896 begonnen wurden, schritten aber auch nur langsam fort, es zeigte sich, daß die Entwicklungsvorgänge hier nicht nur sehr kompliziert sind, sondern auch lange Zeit in Anspruch nehmen. Erst die neuen Ideen R. Hertwigs[2]) über die Chromidien gaben diesen Forschungen frische Anregung und klärten mir viele nicht verstandene Vorgänge auf, so daß ich jetzt den Entwicklungszyklus dieser Form schließen konnte. Denselben anregenden Auseinandersetzungen R. Hertwigs über die Chromidien verdanke ich ferner das Verständnis der Kernverhältnisse bei der Foraminifere Polystomella. Nachdem ich bei dieser Form vor kurzer Zeit die große Lücke im Zeugungskreis, welche die Geschlechtsvorgänge betraf, ausfüllen konnte, glaube ich meine früheren Beobachtungen über den Dimorphismus dieser Art ebenfalls zu einem geschlossenen Zeugungskreis ergänzen zu können. — Die Beziehungen dieser Studien zu den scheinbar fernliegenden Untersuchungen über die parasitären Rhizopoden des menschlichen Darmkanals wurden, wie schon kurz angedeutet, durch die Entdeckung hergestellt, daß die Dauerstadien eines in abgelegten menschlichen und tierischen Faeces sich entwickelnden beschalten Rhizopoden die Passage durch den Darm des Menschen oder anderer Tiere nötig haben, um sich zu entwickeln. Dieser Rhizopode ist die schon lange bekannte, von Cienkowsky[3]) als Chlamydophrys stercorea, beschriebene Form. Aus den nach dem Geschlechtsakt entstandenen Dauercysten dieser Art kriechen meist schon im Enddarm des Menschen (oder anderer Tiere) amoeboide Stadien aus, die sich dann erst in den abgelegten Faeces in den beschalten Rhizopoden verwandeln und eine komplizierte Entwicklung durchmachen.

Die Differenzierung der im menschlichen Darmkanal gefundenen amoeboiden Stadien wurde außer durch diese Chlamydophrys-Amoebe besonders dadurch erschwert, daß auch gewisse Flagellaten während ihrer Entwicklung amoeboid werden. Die in fast jedem Darm vorkommende Trichomonas intestinalis verliert nämlich vor der Kopulation[4]) ihre Geißeln und ist dann von einer echten Amoebe nicht leicht zu unterscheiden, weil sie auch mit stumpf-lobosen Pseudopodien umherkriecht. Kurz es gab viele Hindernisse bei der Ermittlung des Zeugungskreises der als Amoeba coli bezeichneten Amoeben.

---

[1]) cf. F. Schaudinn, Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Zentralbl., Bd. 14, 1894, S. 161; — Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1895, S. 191. — Über den Dimorphismus der Foraminiferen, in: Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1895, Nr. 4; — Über Plastogamie bei Foraminiferen, ebenda, 1895, Nr. 10.

[2]) cf. R. Hertwig, Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris, in: Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena (Gustav Fischer), 1899. — Über physiologische Degeneration bei Protozoen, in: Sitzber. Ges. Morph. u. Physiol., München 1900, Heft 1. — Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Archiv f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902, S. 1.

[3]) cf. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 12, 1876, S. 39.

[4]) Es kopulieren zwei solcher amoeboid gewordenen Flagellaten und bilden eine Cyste, die durch einen großen Reservestoffballen charakterisiert ist. Die beiden Kerne machen je zwei Reduktionsteilungen durch, verschmelzen dann und scheiden sich wieder in zwei oder mehr Tochterkerne. Auch Lamblia intestinalis besitzt eine Kopulation, die mit der Encystierung verbunden ist. Hier legen sich die beiden verschmelzenden Tiere mit ihren saugnapfähnlichen Ausschnitten aneinander und umgeben sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle, in der dann die komplizierten Kernveränderungen stattfinden. Anderen Orts werde ich die Geschlechtsvorgänge dieser beiden Flagellaten eingehend schildern.

In dieser vorläufigen Mitteilung will ich nur eine ganz kurze Zusammenfassung der Resultate der hier angedeuteten Untersuchungen geben. Die ausführliche Darstellung, die nicht ohne zahlreiche Abbildungen möglich ist, beansprucht viel Zeit, und doch möchte ich schon jetzt durch die Mitteilung der Hauptresultate auch andere Forscher anregen, auf diesem für die Zoologie wie Medizin gleich wichtigen Gebiet mitzuarbeiten, da zur Lösung der zahlreichen Fragen noch viele Forschungen notwendig sind. Ich verzichte daher im folgenden auf die Schilderung aller Einzelheiten, besonders auch der äußerst mannigfaltigen und komplizierten Kern- und Plasmastrukturverhältnisse, die ohne Abbildungen doch unverständlich wären, und ebenso auf die vergleichende Literaturbesprechung. Beides wird in den ausführlichen Publikationen über diese Themata nachgeholt werden. Ich gebe zunächst die Ergänzungen zu meiner früheren Mitteilung von Polystomella crispa, schildere dann den Zeugungskreis von Centropyxis aculeata, Chlamydophrys stercorea, der Amoebe des gesunden menschlichen Darms und der des dysenterisch erkrankten.

I. Polystomella crispa.

In meiner Publikation über den Dimorphismus der Foraminiferen[1]) habe ich in Übereinstimmung mit Lister, der gleichzeitig und unabhängig bei derselben Form zu den gleichen Resultaten kam, für Polystomella das Vorhandensein von zwei verschiedenen Generationen nachgewiesen. Ich setze diese Dinge als bekannt voraus, da sie auch in den Lehrbüchern über Protozoen zu finden sind. Die mikrosphärischen Individuen bilden am Ende ihres vegetativen Lebens durch Teilung ihres Plasmas zahlreiche sogenannte Embryonen, d. h. nackte, amoeboid bewegliche Plasmaklümpchen (Pseudopodiosporen Langs). In diesen jungen Tieren ist die Kernsubstanz, wie ich bereits damals nachwies, nicht in einem differenzierten Zellkern vorhanden, sondern sie erfüllt in unregelmäßigen Körnchen und Strängen diffus das gange Plasma. Dieser Zustand der Kernsubstanz entspricht vollständig den Chromidien R. Hertwigs[2]), die dieser bei Testaceen des Süßwassers und bei anderen Rhizopoden gefunden hat. Diese Chromidialmasse bleibt oft bis zur Bildung der 3. und 4. Kammer in ihrer ursprünglichen Konfiguration bestehen, meist aber wird aus einem Teil der Chromidien schon beim Beginn der Schalenbildung das von mir damals „Prinzipalkern" genannte Gebilde, welches für die megalosphärische Generation charakteristisch ist, geformt und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie dies Hertwig für die Bildung der Sekundärkerne aus dem Chromidialnetz von Arcella schildert. In meiner früheren Mitteilung sind diese Vorgänge wörtlich folgendermaßen geschildert (S. 95). „Bei den jungen 1- und 2-kammerigen Embryonen findet man noch dieselben Kernverhältnisse, wie beim Muttertier, d. h. das Protoplasma ist mit unregelmäßigen Brocken von färbbarer Kernsubstanz erfüllt. Beim weiteren Wachstum wird nun ein Teil der Chromatinstücke zu einem größeren Ballen vereinigt, der allmählich sich ganz zu einem soliden Klumpen zusammenzieht. Dieser Klumpen von Kernsubstanz entwickelt sich zu dem Kern der megalosphärischen Generation, der schon lange bekannt ist, doch wird, soweit meine Beobachtung reicht, niemals alles Chromatin zum Bau dieses Kerns verwendet, sondern ein Teil bleibt verteilt im Plasma." Sobald der Prinzipalkern gebildet ist, stimmen die Kernverhältnisse der megalosphärischen Individuen vollkommen mit den von Hertwig entdeckten der Süßwasser-Testaceen überein. Das heißt, das Plasma enthält außer dem Kern das Chromidium, das auch weiter wächst und sich vermehrt.

---

[1]) l. c.
[2]) l. c.

Leider hat R. Hertwig diese von mir schon viel früher klar geschilderten Kernverhältnisse von Polystomella, die geradezu zu einem Vergleich mit den von ihm gefundenen Vorgängen bei den Süßwasser-Testaceen herausfordern, gar nicht erwähnt, obwohl sie sehr zur Stütze seiner Befunde dienen konnten. Versäumt habe ich seit 1895 nur der extranuclearen Kernsubstanz einen besonderen Namen zu geben, ich bezeichnete nur den differenzierten Kern als „Prinzipalkern". R. Hertwig hat das von mir Versäumte jetzt nachgeholt und den Namen „Chromidien" und „Chromidialnetz" dafür eingeführt.

Was geschieht nun mit den Chromidien von Polystomella weiter? Während des Wachstums werden sie konstant vermehrt, teils aus sich selbst, teils durch Abgabe von Chromatin und Plastin seitens des Prinzipalkerns. Besonders lebhaft wird die Vermehrung gegen das Ende des vegetativen Lebens oder auch wenn man das Wachstum durch Hungerperioden unterbricht[1]). Am Ende des Wachstums ist das ganze Plasma dicht mit Chromidien erfüllt, während der Prinzipalkern ganz degeneriert und zerfällt. Aus den Chromidien bilden sich schließlich unzählige kleine bläschenförmige Kerne, die das ganze Plasma der Foraminifere dicht erfüllen. Jeder dieser Kerne umgibt sich mit einer kleinen Zone dichten Plasmas und teilt sich auf mitotische Weise in zwei; darauf wiederholen diese Tochterkerne die Teilung, so daß also die aus dem Chromidium gebildeten Sekundärkerne auf je vier vermehrt sind. Diese Entdeckung ist gegenüber meinen alten Beobachtungen neu. Damals konnte ich ebenso wie Lister nur feststellen, daß alle Kerne sich mitotisch teilten, weil es mir nicht gelungen war die Vorgänge im Leben zu sehen. Das habe ich jetzt in folgender Weise ausführen können: Mit dem Eintreten der kalten Jahreszeit merkte ich, daß viele große Polystomellen eines Kulturglases nahe daran waren die Flagellosporen zu bilden, d. h. die meisten Individuen, die ich fixierte und färbte, zeigten schon die vollständige Erfüllung mit Chromidien, andere hatten sogar schon die Sporenkerne gebildet. Ich fing nun auf gut Glück eine größere Anzahl heraus und quetschte unter dem Deckglas das Plasma durch Zerbrechen der Schale heraus. Bei den Individuen, die schon die Sporenkerne gebildet hatten, starben die Plasmaklümpchen nicht ab, vielmehr entwickelten sich die Sporen ganz normal und schwärmten auseinander. So konnte ich an den mit Immersion recht gut sichtbaren bläschenförmigen Kernen nicht nur die zweimalige Teilung verfolgen, die sehr schnell abläuft, sondern auch die Kopulation der Schwärmer wiederholt direkt beobachten. Daß mir dies nicht früher gelungen war, obwohl ich schon so oft die Schwärmerbildung beobachtet hatte, liegt daran, daß nur die aus verschiedenen Individuen stammenden Schwärmer kopulieren. Ich machte es jetzt wie bei den Befruchtungsexperimenten mit Seeigeleiern, d. h. ich zerdrückte eine große Anzahl großer Polystomellen im Seewasser, sog alles ausgedrückte Plasma mit einer Kapillare auf, verrührte es auf dem Deckglas einer feuchten Kammer und hatte dann die Freude, zahlreiche Kopulationen zu beobachten. Die Schwärmer haben, wie schon früher mitgeteilt, zwei Geißeln und zeigen eine ähnliche wackelnde Bewegung, wie die von Hyalopus, die ich eingehend geschildert habe; je zwei kopulieren und werfen die Geißeln ab, wie bei Trichosphaerium. Die Karyogamie erfolgt sehr langsam (5—6 Stunden), sobald sie beendet ist, teilt sich der Kern der Copula bald auf direkte Weise in zwei, und es beginnt das typische Wachstum unter Ausbildung der Schale. Ich habe in der feuchten Kammer die jungen mikrosphärischen Individuen bis zu fünfkammerigen Stadien gezogen, dann starben sie immer ab, wohl aus Nahrungsmangel. Der Kern hatte sich meist schon wiederholt geteilt.

---

[1]) Ich kann in bezug auf die experimentelle Hervorbringung von Kernmonstrositäten vollständig die Befunde R. Hertwigs bei Actinosphaerium bestätigen; diese äußerst interessanten Verhältnisse werde ich aber erst in meiner ausführlichen Arbeit genauer schildern.

An diese kleinen vielkernigen mikrosphärischen Individuen lassen sich die jüngsten in meiner früheren Publikation geschilderten mehrkammerigen Stadien dieser Generation direkt ausschließen, so daß nunmehr der Zeugungskreis von Polystomella geschlossen ist.

Nach meiner früheren Schilderung vermehren sich die Kerne während des Wachstums der mikrosphärischen Individuen auf direkte Weise weiter, ich habe den damaligen Auseinandersetzungen nichts Wesentliches hinzuzufügen. Die größten peripheren Kerne beginnen dann bald durch Zerfall Chromidien zu bilden. Während des Weiterwachsens schreitet die Chromidienbildung immer mehr zu den Kernen der zentralen Kammern fort, so daß am Ende des vegetativen Daseins kein einziger differenzierter Kern mehr existiert, sondern nur Chromidialkörner, Stränge und Netze das ganze Plasma erfüllen. Sobald dieser Zustand erreicht ist, fließt das Plasma aus der Schale heraus und bildet die Pseudopodiosporen (Lang) der megalosphärischen Generation, von denen wir ausgingen.

Was stellen hiernach die Chromidien dar? Die Substanz der Geschlechtskerne. Was ist der Prinzipalkern? Der vegetative Kern. Er entspricht dem Makronucleus der Infusorien, er geht beim Beginn der Geschlechtstätigkeit zugrunde. Die Chromidien entsprechen den in der Ein- oder Mehrzahl vorhandenen Geschlechtskernen oder Mikronuclei der Infusorien. Der Unterschied besteht nur darin, daß wegen der Verknüpfung der Brutbildung mit den Kopulationsvorgängen die Geschlechtskernsubstanz bei Polystomella in viel größeren Quantitäten vorhanden ist, als bei den Infusorien. Die weitere Ausführung dieser Homologisierung, die sich auf Grund der geschilderten Vorgänge wohl jedem aufdrängen wird, muß ich auf die ausführliche Arbeit verschieben.

II. Centropyxis aculeata.

Dieser Rhizopode ist einer der bekanntesten Vertreter unserer Süßwasserfauna, man vermißt seine zierliche Schale kaum in einem Tümpel oder Teich. Bezüglich seiner Gestalt und des Baues seiner Schale verweise ich auf die bekannten Lehrbücher. Die Kernverhältnisse des vegetativen Stadiums sind zuerst von R. Hertwig[1]) richtig geschildert. Ich kann sie nur bestätigen. Der große, schon am lebenden Tier sehr deutlich erkennbare Kern liegt stets im Hinterende der beutelförmigen, auf der Mündungs- und zugleich Kriechseite abgeflachten Schale. Er ist korbartig umgeben von dem durch Hertwig entdeckten und genauer geschilderten Chromidialnetz. Dieser Autor entwirft folgendes zutreffende Bild dieser Verhältnisse: „Bei Echinopyxis (= Centropyxis) erzeugt das Chromatinnetz (= Chromidialnetz) eine ziemlich ansehnliche Schicht dicht unter der konvexen Oberfläche des hinteren Abschnittes des das Gehäuse zum größten Teil ausfüllenden Protoplasmakörpers. Das Chromatinnetz besitzt dementsprechend die Anordnung einer tiefen stark gewölbten Schale. Am Grund dieser Schale liegt der Kern, und zwar ähnlich den bei Arcella beschriebenen Verhältnissen in einer nischenförmigen Ausbuchtung. Auf dem optischen Durchschnitt bekommt man daher das Bild einer Sichel, in deren Konkavität der Kern liegt. Sehr häufig vereinigen sich die Enden der Sichel untereinander, so daß das Chromatin (Chromidialnetz) einen Ring bildet. Ein inniger Kontakt zwischen Kern und Chromatinschale schien mir nicht vorhanden zu sein, vielmehr erschienen mir beide durch einen Zwischenraum getrennt. Die Wandungen der Chromatinschale sind stellenweise durch Öffnungen unterbrochen. Dieselben sind zumeist klein und finden sich nur

[1]) cf. l. c. Festschrift für Kupffer. 1899, S. 370.

in der Nachbarschaft des Schalenrandes. Vergrößern sie sich, so löst sich die Chromatinmasse in netzförmig anastomosierende Stränge auf. Ferner können von der Konkavität der Chromatinschale kleine, in das Protoplasma vorspringende Höcker ausgehen. Auf Ablösung solcher Höcker führe ich es zurück, daß öfters im Protoplasma rundliche Chromatinbrocken lagern." Ich habe die vortreffliche Schilderung Hertwigs einfach hierher gesetzt, weil ich selbst nicht eine bessere Beschreibung liefern könnte. Ich füge nur noch hinzu, daß die Chromidialmasse einen fein alveolären Bau besitzt und daß sie auch am lebenden Tier gut von dem übrigen Plasma und dem Kern zu unterscheiden ist.

Während der hintere Teil der Schale von dem Kern, der ihn umgebenden Chromidialmasse und wenig hyalinem Plasma eingenommen wird, ist der vordere mit allerlei Inhaltskörpern erfüllt. Das mehr oder weniger grobvacuoläre Plasma schließt zahlreiche aufgenommene Naturkörper ein; an der Grenze gegen den Chromidialteil häufen sich ferner meist die kristallinischen Exkretkörner, hier treten auch vor der Knospungsteilung zuerst die Kittsubstanztröpfchen für die Tochterschale auf. Außerdem finden sich hier die in der Ein- bis Mehrzahl (je nach Größe der Tiere) zu beobachtenden pulsierenden Vacuolen.

Die Vermehrung dieser vegetativen Stadien erfolgt in ähnlicher Weise, wie bei anderen Testaceen, z. B. Euglypha durch die eigentümliche, die Eigenschaften der Knospung und Teilung vereinigende Fortpflanzungsart, die ich in Ermangelung einer passenderen Bezeichnung vorläufig „Knospungsteilung" nennen will und bei der ein der Mutter ähnliches Tochterindividuum an der Mündung der Mutterschale entsteht.

Tiere, welche sich zu diesem Vorgang anschicken, sind leicht daran zu erkennen, daß sie das Baumaterial für die Tochterschale im vorderen Teil ihres Körpers dicht gedrängt aufgespeichert haben. Dieses Baumaterial, das aus allerlei Fremdkörpern, kleinen Kieselstückchen, Diatomeenpanzern usw. besteht, verleiht bei seiner dichten Lagerung diesen Stadien ein so charakteristisches Aussehen, daß man sie schon bei schwacher Vergrößerung als Fortpflanzungskandidaten erkennen und isolieren kann.

Der Knospungsvorgang beginnt damit, daß das Plasma unter starker Flüssigkeitsaufnahme aus der Mündung der Schale herausquillt und sogleich die für das Muttertier charakteristische Gestalt, nur in umgekehrter Lagerung, annimmt. Hierbei zieht sich der in der Schale verbleibende Teil des Plasmas, der den Kern und das Chromidium enthält, vom Hintergrunde und der Schalenwand allseitig zurück und berührt letztere nur an der Mündung; die Mutterschale ist hierdurch zur Hälfte leer geworden. Bei der lebhaften Plasmaströmung werden von dem Chromidium kleinere und größere Partikel losgetrennt und in dem herausgequollenen Teil des Weichkörpers zerstreut. Die Baumaterialien und Kittsubstanztröpfchen werden ebenfalls verteilt und ihr anfangs dichtes Gefüge stark aufgelockert. Allmählich sammeln sie sich auf der Oberfläche des herausgequollenen Plasmakörpers an; die Fremdkörper ordnen sich in einer Lage und werden mit der Kittsubstanz zu einer der Mutterschale ähnlichen Hülle verklebt. Auch die charakteristischen Stacheln am Hinterende werden durch Abscheidung von Schalensubstanz auf der Oberfläche von pseudopodienähnlichen Plasmafortsätzen sofort gebildet. Der in der Mutterschale zurückgebliebene Plasmapfropf hat sich immer mehr verdichtet, die Chromidialmasse umgibt als dicke Hohlkugel den noch im Ruhestadium befindlichen Kern. Erst nachdem die Tochterschale ganz fertiggestellt ist und das in derselben befindliche Plasma sich von der neuen Schalenwand zurückgezogen hat, tritt eine Vergrößerung des Plasmapfropfs in der Mutterschale ein, er zieht sich wieder mehr in die alte Schale zurück; jetzt erst beginnen die Kernveränderungen, die zur Teilung führen. Der ruhende Kern besitzt eine recht mannig-

faltige Struktur, auf deren Veränderungen während des vegetativen Lebens ich hier nicht näher eingehen will. Vor der Teilung ist meist das Kernnetz von kleinen Nucleolen, die aus Plastin und Chromatin bestehen, gleichmäßig und dicht erfüllt. Bei der Auflockerung des dichten Plasmapfropfs nach Ausbildung der Tochterschale nimmt auch der Kern viel Flüssigkeit auf, er vergrößert sich um das Doppelte, die Nucleolen verschwinden, es werden äußerst feine Chromosomen gebildet; die Ausbildung einer tonnenförmigen Spindel mit Polkappen erfolgt nun in ähnlicher Weise wie bei Euglypha; die Anordnung der Chromosomen zu einer Äquatorialplatte, ihre Teilung und das Auseinanderrücken der Tochterplatten bietet nichts besonders Abweichendes, so daß ich die ausführliche Schilderung in dieser Mitteilung übergehe. Ebenso wie der Kern lockert sich auch die Chromidialmasse stark auf und zerfällt in immer kleinere Fetzen und Brocken, die allmählich während der Kernteilungsvorgänge durch das ganze Plasma verteilt werden. Wenn die Tochterkerne auseinanderrücken, steigert sich die Plasmaströmung zwischen den an der Mündung der beiden Schalen zusammenhängenden und hier hantelförmig eingeschnürten Plasmahälften so stark, daß die Chromidien ganz fein verteilt werden und gleichmäßig beide Plasmahälften als faserig-körnige Massen durchsetzen[1]). Während dieser Strömungen findet ein Ausgleich der Plasmamengen in beiden Schalen statt; der eine Kern rückt in die Tochterschale, in der er bald seine Lage im Fundus des Gehäuses einnimmt; ebenso begibt sich der Kern in der Mutterschale an die entsprechende Stelle. Die Chromidien, die durch das ganze Plasma gleichmäßig verteilt waren, sammeln sich um die beiden Kerne in gleichen Massen an, indem sie sich aus dem übrigen Plasma zurückziehen, und vereinigen sich zu den korbartig durchbrochenen die Kerne umhüllenden Schalen. Die Plasmaleiber trennen sich an den aufeinandergepreßten Mündungen, und die Tiere rücken auseinander in dem Zustande, von dem wir ausgingen.

Zahlreiche Messungen der Gehäuse in Teilung befindlicher Doppeltiere haben mir bewiesen, daß die Tochterschale größer angelegt wird als die Mutterschale. Bei diesen mit fester, nicht ausdehnungsfähiger Schale versehenen Organismen ist das Schalenwachstum periodisch und nur an die Teilung geknüpft. Da die Plasmamenge in der großen Schale der Tochter aber nur die Hälfte der des Muttertieres ist, kann sie recht lange wachsen, bis ihr die Schale zu eng wird und eine neue Teilung notwendig ist. Dies erklärt, daß man verhältnismäßig selten die Vermehrungsstadien findet. In reich genährten Kulturen, bei denen z. B. im Quadratzentimeter nicht weniger als 1376 Individuen gezählt wurden, fanden sich nur 16 Tiere in Teilung. Eben aus der Tochterschale hervorgegangene isolierte Tochtertiere brauchten bei reicher Nahrung 4—18 Tage, bis sie wieder zur Teilung schritten. Die Kultur eines Individuums auf einem üppigen Diatomeenrasen ergab nach 3 Monaten 87 Individuen. Die genauen Protokolle über diese und zahlreiche ähnliche statistische Untersuchungen werde ich in meiner ausführlichen Arbeit geben.

---

[1]) Dieses Stadium bildet R. Hertwig (Festschrift f. Kupffer, l. c., Taf. 39, Fig. 12) ab; die Tochterkerne hat er nicht gefunden und glaubt, daß sie ganz aufgelöst sind. Dies ist nicht der Fall. Die im Leben deutlich als Blasen erkennbaren Tochterkerne sind sehr reich an Flüssigkeit, aber arm an Chromatin. Bei ungenügender Konservierung wird die Kernblase oft zerstört und das feinkörnige Chromatin zu einem Klumpen zusammengeschoben, der dann von den gröberen Chromidien oft nicht leicht zu unterscheiden ist. Aber vorhanden sind die Kerne stets, wie die zahlreichen Teilungsstadien, die ich besitze, beweisen. Die von einem Schüler Hertwigs mit Eisenhämatoxylin gemachte Bestätigung der Befunde seines Lehrers an vielen Stadien ist mir rätselhaft geblieben. In meinen Eisenhämatoxylinschnitten nach Sublimat-Alkohol-Fixierung sind die Kerne in allen Teilungsstadien deutlich.

Wie bei anderen Testaceen findet man auch bei Centropyxis häufig zwei und mehr Tiere mit ihren Mündungen aneinandergelagert in plasmogamischer Verbindung, am häufigsten tritt dieser Vorgang in älteren Kulturen auf, in denen zahlreiche Individuen auf engem Raume aber bei reichlicher Nahrung zusammen leben. Besonderes Interesse beanspruchen nun die Teilungen solcher plasmogamisch vereinigter Tiere, die zu einer Fülle von Monstrositäten und Doppelbildungen führen. Ich will hier nur wenige Beispiele erwähnen, die mir besonders wichtig erscheinen[1]). 1. Zwei plasmogamisch verbundene Tiere schritten gleichzeitig zur Knospung, ohne ihre Verbindung aufzugeben, sie produzierten gemeinsam eine Tochterschale, die aber noch durch den Besitz eines doppelten Fundus und zweier Kerne mit zwei Chromidialnetzen ihre Entstehung aus 2 Muttertieren kundgab. Die Kernteilung erfolgte hierbei in beiden Muttertieren gleichzeitig. Dieses zweikernige Monstrum bildete nach längerer Zeit eine Tochterschale, die ganz normal aussah, nur ebensoviel Stacheln als die Großmütter zusammen besaß, während die Mutter 1 weniger aufwies. Die Kerne waren getrennt geblieben und hatten sich synchron geteilt; also ein zweikerniges Individuum produzierte wieder ein zweikerniges. In ähnlicher Weise wurde die Entstehung eines dreikernigen Monstrums aus 3 plasmogamisch verbundenen Muttertieren verfolgt. — 2. Zwei plasmogamisch verbundene Tiere produzierten gemeinsam ein Tochtertier mit normal geformter Schale aber doppelter Stachelzahl. Es blieb mehrere Stunden zweikernig, dann näherten sich die Kerne, die Chromidialmassen mischten sich, die Kerne legten sich aneinander und verschmolzen vollständig zu einem vom gewöhnlichen Typus nicht abweichenden Kern. Nach 7 Tagen trat einfache normale Knospung ein. Wir werden sehen, daß diese häufig beobachtete Kernverschmelzung ebensowenig wie die Plasmogamie etwas mit der Befruchtung zu tun hat. Wenn man also Befruchtung nur als Verschmelzung zweier Kerne und Plasmakörper definiert, so scheint der geschilderte Vorgang darauf hinzudeuten, daß diese Definition nicht das Wesentliche des Prozesses bezeichnet[2]). — 3. Von zwei plasmogamisch verbundenen Tieren schickt sich nur eines zur Knospung an, der Kern des anderen bleibt in Ruhe, doch verbraucht das erstere bei der Bildung des Tochtertieres das ganze Plasma des anderen bis auf den Kern und die Chromidialmasse, die am Hinterende der im übrigen entleerten Schale zurückbleibt und zugrunde geht.

Diese 3 Haupttypen sind nun durch mancherlei Übergänge verbunden, auf die ich hier aber nicht eingehen kann.

Ganz andersartige Monstrositäten, verwachsene Tiere mit 2 oder 3 Mündungen und 2—3 Kernen, oder auch mit 2 Mündungen und einem Kern entstehen dadurch, daß zwei gleichzeitig knospende Tiere so nahe zusammen liegen, daß sie nicht ausweichen können (z. B. in einem Algenfilz) und die Knospen mit den Hinter- oder Seitenteilen zur Verschmelzung gelangen. Wie schon erwähnt, können auch hierbei Kernverschmelzungen vorkommen. Die Zahl der Variationen dieser Vorgänge ist ebenso groß wie bei den vorhergehenden.

Wenn die Lebensbedingungen für diese Rhizopoden schlecht werden (Austrocknung, Nahrungsmittel), besitzen sie die Fähigkeit sich zu encystieren und in diesem Zustande längere Zeit auszuharren. Oft kann man übrigens für die Encystierung keine äußeren Ursachen ausfindig machen, es scheinen also auch innere, uns unbekannte Gründe diesen Zustand herbeiführen zu können. Bei der Encystierung entledigt sich der Weichkörper aller überflüssigen

---

[1]) Auf die zahlreichen bisherigen Forschungen über dieses Kapitel, namentlich die vielen Beobachtungen und interessanten Auseinandersetzungen in den Schriften L. Rhumblers kann ich erst in meiner ausführlichen Arbeit eingehen.

[2]) Vgl. den interessanten Vortrag R. Hertwigs, Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung, in: Sitzber. math.-phys. Kl. Akad. München, Bd. 32, 1902, Heft 1.

Inhaltsgebilde (Nahrungsstoffe, Faeces, Exkrete, Wasser usw.), kontrahiert sich im Fundus der Schale zu einer Kugel und umgibt sich mit einer Cystenhülle. Das Chromidium mischt sich bei dieser Kontraktion so innig mit dem spärlichen wasserarmen Plasma, daß es nur auf Schnitten als homogene dunkel gefärbte Zone um den Kern nachgewiesen werden kann. Nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste nimmt das Plasma viel Wasser auf und füllt bald wieder die Schale aus, das Chromidium nimmt dann wieder seine alte Konfiguration an. Die Cystenhülle wird vollständig gelöst. Eine Auswanderung des Cysteninhalts aus der Schale habe ich niemals beobachtet, wie ich überhaupt im Laufe meiner ganzen Untersuchungen niemals einen Anhaltspunkt für das Vorkommen eines von manchen vermuteten sog. Häutungsprozesses gefunden habe.

Wir haben erfahren, daß die bei der Knospung entstehenden Tochtertiere immer eine größere Schale besitzen als die Muttertiere, haben ferner gesehen, daß die Tochtertiere sich wieder durch Knospung fortpflanzen. Es erhob sich nun die Frage, ob auch die Muttertiere, die sich einmal fortgepflanzt haben, noch ein zweites Mal imstande sind, dieses zu tun. Ich habe sehr viele derartige Tiere isoliert, aber niemals ist es mir gelungen, trotz reichlicher Fütterung, sie zur Fortpflanzung zu bringen. Ich hege daher die Vermutung, daß jedes Individuum nur einmal den Teilungsprozeß durchmacht. Hierfür spricht auch der Umstand, daß in ganz alten (2—3jährigen) Kulturen fast nur noch die größten Tiere mit Plasma gefüllt sind (und daneben viele ganz kleine, das hat aber später zu erörternde Ursachen). Man findet außerdem Schalen in allen Größen, aber meist leer. Die Größendifferenzen der Schalen sind ganz bedeutende, die kleinsten messen ca. 0,04 mm, die größten 0,25 mm.

Nachdem die Tiere ihre Maximalgröße erreicht haben, verlieren sie die Fähigkeit, sich durch Teilung fortzupflanzen, es beginnen jetzt andere Vorgänge, die zur Bildung einer zweiten, anders gestalteten Generation führen. In diesen Riesentieren fängt der Kern an, Degenerationserscheinungen zu zeigen. Es treten große Vacuolen in dem sonst dichten Kernnetz auf, die Nucleolen fließen zu größeren Klumpen zusammen, die Kernmembran bläht sich an einzelnen Stellen auf. Das Chromidialnetz hingegen ist sehr viel ausgedehnter geworden. Die Chromidien, die bei jüngeren Tieren nur den hinteren Teil der Schale einnehmen, haben sich so vermehrt, daß sie bis in die vordersten über der Mündung gelegenen Plasmateile sich ausbreiten; die Pseudopodien sind meist eingezogen. In gefärbtem Zustande nimmt das gesamte Plasma, wegen der dicht darin verteilten Chromidien, eine ganz dunkle Kernfärbung an.

Dann beginnt ein Vorgang, der lebhaft an die Embryonenbildung von Polystomella erinnert. Das Plasma fließt unter lebhafter amoeboider Bewegung durch die Mündung aus der Schale. Nur ein kleiner Teil des Weichkörpers (etwa $^1/_4$) mit dem degenerierten Kern und dicht zusammengebackenen Chromidialsträngen bleibt in der Schale zurück und geht zugrunde. Zuweilen wird dieser absterbende Teil auch von dem herausströmenden Plasma mitgerissen und erst außerhalb der nun ganz leeren Schale abgestoßen. Das herausgeflossene, in strömender Bewegung befindliche Plasma kriecht wie eine Amoebe mit stumpfen Pseudopodien langsam umher. Wenn man es fixiert und färbt, zeigt es genau dieselben Kernverhältnisse, wie das Polystomella-Plasma nach Austritt aus der Schale oder vor der Schwärmerbildung, es ist dicht mit Chromidialsträngen, Körnern und Brocken erfüllt, die ganz gleichmäßig verteilt erscheinen. Diese Plasmamasse zerfällt nun allmählich in mehr oder weniger zahlreiche, kuglige Teilstücke, 20—50 habe ich gezählt. Diese kriechen als kleine Amoeben auseinander und bilden sich zu beschalten Individuen einer zweiten Generation von Centropyxis um, die ganz anders aussieht als die erste. Jede kleine Amoebe besitzt anfangs keinen differenzierten Kern, sondern nur einige

Chromidien. Aus den letzteren wird dann durch Konzentration ein bläschenförmiger Kern gebildet, der ganz anderen Bau besitzt als der Kern der anderen Generation. Er hat nämlich wie die Arcella-Kerne ein großes zentrales aus Plastin und Chromatin gebildetes Karyosom, das von einer hellen alveolären Zone umgeben ist. In den Knotenpunkten des optisch als Netzwerk erscheinenden Alveolensystems liegen feine färbbare Körnchen; dieselben scheinen an der Kernmembran dichter gedrängt. Die Entstehung dieser Kerne aus den Chromidialsträngen entspricht ganz den Vorgängen, die R. Hertwig für die Bildung der Sekundärkerne bei Arcella[1]) beschrieben und abgebildet hat, nur mit dem Unterschied, daß bei Centropyxis die gesamten Chromidien bei diesem Prozeß verbraucht werden, wenigstens ist von denselben nach der vollständigen Ausbildung des Kernes keine Spur mehr nachzuweisen.

Während dieser Kernrekonstruktion kriecht die Amoebe umher und nimmt allerlei Fremdkörper in das Plasma auf, aus denen sie dann in einer längeren Ruhepause, während der sie sich halbkuglig abrundet, auf ihrer Oberfläche eine Schale baut, die in ihrem feineren Bau (Kittsubstanzstruktur) ganz mit der Schale der ersten Generation übereinstimmt. Nur die Gestalt der Schale ist eine ganz andere. Die Kriechseite wird von einer weiten mit nur wenig eingebogenem Rand versehenen Mündung, die der Basis der Halbkugel entspricht, gebildet. Die große Mündung liegt also zentral; die Schale ist radiärsymmetrisch, nicht bilateral gebaut, wie die der ersten Generation.

Während bei manchen Bruten sich die Ausbildung der kleinen beschalten Organismen in der beschriebenen Weise abspielt, findet man andere, bei denen die durch Zerfall des Plasmas entstandenen Amoeben noch eine kompliziertere Entwicklung durchmachen, bevor sie sich eine Schale bauen. Sie vermehren sich nämlich auf die Zahl von je vier Individuen und sind dann entsprechend kleiner als die Sorte, welche sich direkt mit einer Schale umgibt. Nachdem sich bei dieser zweiten Sorte von Amoeben der Kern aus den Chromidien gebildet hat, teilt er sich zweimal hintereinander mit Hilfe des Karyosoms durch eine primitive Mitose, die ich hier nicht näher schildern will. Sie erinnert aber lebhaft an die Kernteilungsmodi einiger Coccidien. Das vierkernige Plasmaklümpchen zerfällt in 4 einkernige Zellen. Erst diese kriechen auseinander und bauen sich eine ähnliche Schale wie die großen Individuen, die ich vorher geschildert habe.

Während die großen Formen sich zu Makrogameten entwickeln, stellen die kleinen Mikrogameten dar, welche die ersteren aufsuchen, um mit ihnen zu kopulieren. Die Makrogameten verwenden die aufgenommene Nahrung zur Anlage von feinkörnigen Reservestoffen, ihr Plasma wird dichter; sie unterscheiden sich, abgesehen von der Größe, dadurch auch von den Mikrogameten, deren Weichkörper ganz hell und homogen bleibt. Wenn man nun eine Kultur von Makrogameten mit einer solchen von Mikrogameten in einem Tropfen der feuchten Kammer zusammenbringt, so finden in einigen Stunden fast alle Mikrogameten einen Makrogameten. Je einer legt sich mit seiner Mündung an die Mündung eines Makrogameten, die Plasmaleiber verschmelzen, die beiden Kerne auch; der gewöhnlich in den aufeinander gepreßten Mündungen steckende und in beide Schalen hineinragende einheitliche Plasmakörper rundet sich kuglig oder oval ab und scheidet, indem er sich bedeutend verkleinert, zuerst eine gallertige, dann eine feste dicke Cystenhülle ab. In diesem Zustande verharrt die Copula kürzere oder längere Zeit (mehrere Tage oder Wochen bis Monate). Dann kriecht nach Platzen der Hülle der Inhalt als kleine Amoebe heraus. Der Kern besitzt noch den ähnlichen Bau, wie nach der Kopulation, nur ist das Karyosom bedeutend kleiner geworden, während sich die achromatische

---

[1]) l. c.

Zone um dasselbe erweitert und mit mehr nucleolenartigen Körnchen erfüllt hat. Anfangs sind noch Reservestoffe im Plasma vorhanden, diese werden aber unter Vergrößerung der Amoebe bald resorbiert. Während das Karyosom immer kleiner wird, dehnt sich der Kern mehr aus, in den Knotenpunkten des achromatischen Netzwerks werden die gefärbten Körnchen größer; so verwandelt sich der Kern unter Auflösung des Karyosoms in den gewöhnlichen, dicht mit Nucleolen durchsetzten Kern des vegetativen Stadiums. Während dieser Vorgänge treten in der Nähe des Kerns auch die färbbaren Körnchen und Stränge auf. Es war mir nicht möglich sicher zu entscheiden, ob sie vom Kern abstammen oder nur diffus im Plasma verteilt waren und nun durch Konzentration deutlicher werden. Nach einiger Zeit des Umherkriechens bildet die Amoebe aus aufgenommenen Fremdkörpern eine typische Centropyxis-Schale, das Chromidialnetz wird immer deutlicher, der Kern nimmt seine charakteristische Lage ein, und das junge Tier unterscheidet sich abgesehen von seiner winzigen Größe in nichts von den eingangs geschilderten vegetativen Stadien dieses Rhizopoden. Ich erwähnte vorher, daß man in gewissen alten sich selbst überlassenen Centropyxis-Kulturen oft nur ganz große Stadien und gang kleine lebend findet. Während die ersteren Tiere sind, die am Ende ihres vegetativen Zustandes stehen, befinden sich die kleinen am Anfang. Jene werden bald die Geschlechtsgeneration bilden, diese sind aus einer solchen vor kurzem hervorgegangen. Der Zeugungskreis von Centropyxis ist geschlossen. Er stellt einen Zyklus zweier verschiedener Generationen dar, die durch die Befruchtung vereinigt sind, es ist ein echter Generationswechsel wie bei Polystomella, Trichosphaerium, Coccidien, Haemosporidien usw.

Was ist das Chromidium? Die durch die ganze ungeschlechtliche Generation mit fortgepflanzte Substanz der Geschlechtskerne; also dasselbe Resultat wie bei Polystomella. Der Kern der vegetativen Generation entspricht dem Prinzipalkern, er geht bei der Bildung der Gameten zugrunde. Die weitere Homologisierung der Kernverhältnisse bereitet hiernach keine Schwierigkeiten, die genauere Ausführung dieser theoretischen Erwägungen muß ich aber auf die ausführliche Arbeit zurückstellen.

III. Chlamydophrys stercorea Cienkowsky.

Cienkowsky[1]) hat diesen zierlichen, mit einer weichen, glashellen Schale bedeckten Wurzelfüßler in tierischen Faeces gefunden. Er gehört zur Gruppe der durch spitze, fadenförmige Pseudopodien ausgezeichneten Rhizopoden, von denen eine Anzahl nahe verwandter Formen (Platoum, Lecythium, Pamphagus, Mikrogromia usw.) aus dem Süßwasser und dem Meer bekannt ist. Wie die meisten Filosa, sind auch diese Gattungen sehr wenig genau untersucht, wir kennen fast nur die vegetativen Stadien und meist auch diese nur nach kurzen Beschreibungen des lebenden Tieres. Am genauesten ist meines Wissens neben Mikrogromia (Hertwig und Lesser) unsere Form und zwar durch Cienkowsky bekannt geworden; die Beobachtungen dieses Forschers kann ich im wesentlichen bestätigen. Ich fand diesen Organismus nicht nur in verschiedenen tierischen Faeces (Kuhmist, Kaninchen-, Mäuse-, Eidechsen-Faeces), sondern auch im frisch abgelegten menschlichen Kot so häufig, daß ich ihn für weit verbreitet halten muß[2]). Die künstlich herbeigeführte Infektion meines eigenen Darminhalts mit den Dauerstadien lieferte mir das Hauptmaterial meiner Untersuchung.

---

[1]) l. c.

[2]) Möglich ist es aber auch, daß es sich hierbei um mehrere nahe verwandte, aber doch verschiedene Arten handelt. Dies muß erst die weitere Forschung lehren.

Der Plasmaleib von Chlamydophrys zeigt eine ähnliche zonale Gliederung wie bei Euglypha und Centropyxis; die hintere Hälfte der beutelförmigen Schale enthält den Zellkern, umgeben von der Chromidialmasse, die hier sehr fein und dicht strukturiert und schärfer als bei Centropyxis gegen das übrige Plasma abgesondert ist; sie umhüllt den Kern ringsum, erscheint am lebenden Tier ganz hyalin aber stärker lichtbrechend als alles übrige. Im fixierten Objekt nimmt sie mit Chromatinfarbstoffen eine tief dunkle Färbung an. Die Abgrenzung gegen den vorderen, der Nahrungsaufnahme und Verdauung dienenden Teil des Plasmas, bildet eine Zone, in der die Exkrete, Schalensubstanzanlagen für die Tochtertiere und pulsierenden Vacuolen (eine bis mehrere) liegen; diese Zone grenzt vermöge der stark lichtbrechenden Exkretkörner den Kernteil von dem nutritiven Plasma so scharf ab, wie man es nur bei wenigen anderen Arten sieht. Das vordere Plasma enthält die Nahrungsvacuolen mit der aufgenommenen Nahrung und viel Flüssigkeit; es erscheint daher grob vacuolisiert. Aus der mehr oder weniger halsartig vorgezogenen Mündung werden die spitzen, verästelten Pseudopodien ausgestreckt, oft entstehen sie erst von einem herausgetretenen Plasmahaufen.

Bezüglich des Entwicklungszyklus dieser Form kann ich mich kürzer fassen, nachdem ich den von Centropyxis ausführlicher geschildert habe. Ich erwähne nur die Übereinstimmungen und Abweichungen der Vorgänge bei diesen beiden Organismen und verschiebe alle Einzelheiten auf die ausführliche Arbeit.

Die vegetative Vermehrung erfolgt bei Chlamydophrys übereinstimmend mit Centropyxis durch die dort geschilderte Knospungsteilung. Auch hier wird die Tochterschale erst durch Knospung angelegt, erst dann erfolgt die Teilung des Kerns durch Mitose, und daran anschließend die des Plasmaleibes. Während bei letzterer die Chromidialmasse von Centropyxis ganz aufgelockert wurde und in Gestalt fein verteilter Chromidien auftrat, bleibt sie bei Chlamydophrys als geschlossene Hohlkugel um den sich teilenden Kern bestehen und teilt sich beim Auseinanderrücken der Tochterkerne nach hantelförmiger Einschnürung in zwei gleiche Teile. Die Plasmogamie ist bei Chlamydophrys noch häufiger zu beobachten als bei Centropyxis, sie führt oft zur Bildung großer Kolonien von 20 und mehr Individuen; ebenso wie bei Centropyxis veranlaßt die Knospungsteilung plasmogamischer Tiere die Ausbildung zahlreicher Monstrositäten, von denen schon Cienkowsky einige abbildet, ohne freilich ihre Entstehung richtig verstanden zu haben. Ich habe die Bildung acht- bis zwölfkerniger Riesenindividuen beobachtet, bei denen dann alle Kerne zu einem Riesenkern zusammenflossen. Prinzipielle Unterschiede von den bei Centropyxis geschilderten Verhältnissen bestehen aber bei diesen, meines Erachtens, pathologischen Vorgängen nicht.

Die Encystierung im vegetativen Zustande ist schon von Cienkowsky richtig beobachtet, sie stimmt mit der Cystenbildung von Centropyxis überein.

Die Entstehung der Geschlechtsformen weicht aber in mehrfacher Hinsicht von den bei Centropyxis geschilderten Vorgängen ab. Dort floß das mit Chromidien durchsetzte Plasma heraus und ließ die zugrunde gehenden Teile zurück. Hier ist es umgekehrt; alle Fremdkörper und auch der degenerierte Zellkern werden ausgestoßen und im Hintergrund der Schale bleibt nur die Chromidialmasse mit wenig Plasma zurück und ballt sich zu einer Kugel zusammen. In dem ungeteilten Plasma differenzieren sich aus dem dichten Chromidium die Geschlechtskerne in geringer Zahl (meist wurden 8 beobachtet)[1]), erst dann zerfällt die Plasmakugel innerhalb

---

[1]) Bei der Dichtigkeit der Chromidialmasse vermag ich über die Art der Bildung dieser Kerne nichts Sicheres auszusagen, im Leben ist die Masse so stark lichtbrechend, daß man keine deutlichen Differenzierungen

der Schale in so viel Teilstücke als Kerne vorhanden sind; diese anfangs kugligen Zellen nehmen kurz ovale Gestalt an und entwickeln an einem Pol zwei Geißeln, mit deren Hilfe sie aus der Schale schwärmen.

Diese Schwärmer, die in meinen Kulturen meist von vielen Tieren gleichzeitig gebildet wurden, stellen die Gameten dar; je zwei aus verschiedenen Schalen stammende kopulieren und bilden eine Cyste, die eine dicke Hülle besitzt. Nach kurzer Zeit wird die Hülle braun und höckerig, so daß diese kleinen Gebilde ein sehr charakteristisches Aussehen erhalten.

Im Gegensatz zu Centropyxis verlaufen bei Chlamydophrys alle Entwicklungsvorgänge sehr schnell. Wenn man z. B. nur wenige vegetative Stadien bei reicher Nahrung isoliert, so findet man schon nach 24 Stunden viele Hunderte in der Kultur, nach einigen Tagen Tausende und nach 1—2 Wochen ist in der ganzen Kultur, wenn sie nicht ganz eingegangen ist, neben wenigen vegetativen Stadien eine enorme Anhäufung der Geschlechtscysten vorhanden, die schließlich allein übrig bleiben. Dies erleichtert natürlich die direkte Beobachtung der Entwicklungsvorgänge sehr, während andererseits die geringere Größe dieser Form das Studium der Kernverhältnisse oft sehr erschwert.

Jetzt gilt es noch das weitere Schicksal der braunen Dauercysten von Chlamydophrys zu verfolgen. Lange Zeit blieb mir dasselbe rätselhaft, die Cysten blieben unter allen Bedingungen, in die ich sie brachte, unverändert.

Aufklärung und einen Wegweiser für weitere Experimente brachte nun folgende Beobachtung. Bei einem an chronischer Enteritis leidenden Kranken, dessen Faeces alkalische Reaktion zeigten und zahlreiche echte Darmparasiten, Amoeben, Flagellaten und Infusorien zusammen enthielten, fand ich auch im eben frisch entleerten noch warmen Stuhl in beträchtlicher Anzahl Chlamydophrys im vegetativen Stadium. Dieses brachte mich auf den Gedanken, daß die Dauersporen dieser Form vielleicht den Darmkanal eines Tieres passieren müssen, um sich weiter zu entwickeln. Beim weiteren Suchen fand ich häufiger in diarrhoischen Stühlen vereinzelte vegetative Individuen und endlich auch in festen zweimal die charakteristischen leeren Cystenhüllen. Ich untersuchte eine lange Zeit meine eigenen ganz normalen Faeces und machte auch Infusionen von denselben, ohne jemals Chlamydophrys zu finden. Es schien mir hiernach, daß mein Darm für einen Versuch geeignet sei. Ich verschluckte am 17. November 1899 zum erstenmal den Inhalt von 8 feuchten Kammern, in denen sich unzählbare Dauercysten von Chlamydophrys befanden, die schon seit 2—3 Monaten unverändert gelegen hatten und konnte schon am 20. in einer Infusion der am 18. abends entleerten festen Faeces zwei typische Chlamydophrys finden, am 24. waren sie so zahlreich, daß ich bereits in fast jedem Präparat 1—2 Individuen fand. Die am 19. entleerten Faeces ergaben ebenso wenig wie die ferneren Chlamydophrys, obwohl sie ebenso behandelt wurden.

Erst als ich gefunden hatte, daß auch auf den Faeces anderer Tiere Chlamydophrys lebt, gab ich die Versuche an der eigenen Person auf und benutzte Mäuse. Hier konnte ich dann auch die Entwicklung der Cysten ohne Schwierigkeit verfolgen. Oft kann man die Dauerstadien durch den Darm führen, ohne daß sie sich in demselben schon entwickeln, erst in den Faeces platzt die Cystenhülle und eine kleine Amoebe tritt heraus, die sich alsbald mit der typischen Chlamydophrysschale umhüllt. In anderen Fällen schlüpft sie schon im Darm aus,

---

erkennt; im gefärbten Präparat sieht man wohl mancherlei, doch wage ich vorläufig keine Deutung. Sicher ist nur, daß dann unter Aufhellung des Plasmas die Kerne plötzlich da sind, während vorher eine einheitliche Masse vorhanden war.

bleibt dann aber meist ohne Schale, erst nach der Entleerung wird dieselbe gebildet. In alkalischem Dickdarminhalt kann sie aber auch schon die Schale abscheiden und sich sogar vermehren, endlich kann bei solchem pathologisch veränderten Zustande des Dickdarmes, der die alkalische Reaktion des Inhalts bedingt, auch ohne Bildung der Schale die Amoebe sich in atypischer Weise durch Teilung und Knospung vermehren; diese Stadien sind dann aber nicht mehr zu einer normalen Entwicklung fähig; nach einer kurzen lebhaften Vermehrungsperiode geht die ganze Brut unter Degenerationserscheinungen zugrunde (solche Stadien stellt der von mir als Leydenia gemmipara beschriebene gelegentliche Kommensale der Ascitesflüssigkeit dar, wie ich später ausführlich nachweisen werde).

Die isogamische Befruchtung von Chlamydophrys weist Beziehungen zu der Polystomella-Kopulation auf und unterscheidet sich erheblich von den entsprechenden Vorgängen bei Centropyxis, bei der schon eine geschlechtliche Differenzierung der Gameten sich entwickelt hat. Andererseits schließt sich die vegetative Vermehrung nahe an die bei Centropyxis festgestellte an, so daß Chlamydophrys in ihrem Entwicklungszyklus eine Art Mittelstellung zwischen der lobosen Centropyxis und der retikulosen Polystomella einnimmt. Die Chromidialmasse stellt ebenso wie bei diesen beiden Formen die Geschlechtskernsubstanz dar.

IV. Die parasitären Amoeben des menschlichen Darmkanals.

Meine Untersuchungen über dieses Thema haben mich zu dem Resultat geführt, daß die unter dem Namen Amoeba coli zusammengefaßten Rhizopoden zwei ganz verschiedenen, nur in ihrem vegetativen Zustand äußerlich ähnlichen Arten angehören, deren Entwicklungsgang so different ist, daß man sie, meines Erachtens, nicht nur zu verschiedenen Arten, sondern sogar zu anderen Gattungen stellen könnte. Die eine dieser Formen lebt im gesunden Menschen und ist außerordentlich weit verbreitet, sie vermehrt sich aber auch im kranken Darm (bei den verschiedensten Darmkrankheiten) und kann sogar mit der zweiten Form gemeinsam vorkommen. Letztere habe ich bisher nur in einer beschränkten Zahl von Fällen bei sogenannter Tropendysenterie gefunden, es ist dies dieselbe Art, die in der neuesten sorgfältigen Arbeit von Jürgens[1]) behandelt wurde, sie erzeugt bei der Katze Darmgeschwüre, ich halte sie in Übereinstimmung mit Jürgens für pathogen und erblicke in ihr den Erreger der anatomisch genau charakterisierbaren Amoebendysenterie.

Die harmlose Amoebe ist verhältnismäßig genau studiert, auch von ihrem Entwicklungsgang kennen wir bereits einige Etappen. Die beste Publikation über diese Form, die große Monographie von Casagrandi und Barbagallo[2]), scheint in Deutchland ganz unbeachtet geblieben zu sein[3]) und doch gibt sie nicht nur eine gute Beschreibung des Baues, der Kernverhältnisse, sowie der Dauerstadien dieser Amoebe, sondern führt auch experimentell den exakten Nachweis, daß diese Amoebe keine pathogenen Eigenschaften besitzt. Ich kann viele Angaben dieser Autoren nur bestätigen, besonders was das klinische Verhalten der Amoebe betrifft. Am wenigsten

---

[1]) Zur Kenntnis der Darmamoeben und der Amoeben-Enteritis von Oberarzt Dr. Jürgens, in: Veröffentlichungen aus dem Gebiete des Militär-Sanitätswesens. Heft 20, S. 110. Berlin (Hirschwald), 1902.

[2]) cf. Casagrandi, Q. e P. Barbagallo, Entamoeba hominis s. Amoeba coli (Lösch). Studio biologico e clinico, in: Annali d'Igiene sperimentale, vol. 7, fasc. 1. 1897.

[3]) Weder eines der Protozoenlehrbücher, nicht einmal das den parasitären Formen speziell gewidmete von Doflein, berücksichtigt die Resultate dieser Forscher, noch scheint sie Jürgens gekannt zu haben.

genau haben die Verfasser die Kernverhältnisse ermittelt, doch sind diese auch sehr kompliziert. Aus der Aufzählung des Materials, das ihrer Arbeit zugrunde lag, geht hervor, daß ihnen bis auf einen Fall nur einheimische Dysenterie zu Gebote stand. Ich vermute daher, daß sie die echte tropische Dysenterieamoebe gar nicht gesehen haben, denn sonst wären sie bei der Gründlichkeit ihrer Beobachtungen wohl auch auf die Unterschiede aufmerksam geworden.

Bezüglich der Identifizierung der den verschiedenen anderen Beobachtern vorgelegenen Amoeben ist man bei den oft kurzen Beschreibungen, in denen meist die wichtigsten Differenzpunkte gerade zufällig nicht erwähnt werden, in einer schwierigen Lage. Ich kann jedenfalls die harmlose Amoebe erst in Casagrandis und Barbagallos Arbeit deutlich wiedererkennen. Bezüglich der ersten Beschreibung von Lösch, der den Namen Amoeba coli aufgestellt hat, kann ich vorläufig nicht entscheiden, ob er die harmlose oder die pathogene Art vor sich gehabt hat. Für die zoologische Nomenklatur kommt aber die erste sichere Kennzeichnung in Frage. Casagrandi und Barbagallo nennen ihre Form Entamoeba hominis, meinen aber, daß Amoeba coli Lösch dasselbe ist. Das weiß ich wie gesagt nicht und halte es auch für schwer feststellbar. Doch ist jedenfalls die Aufstellung der neuen Gattung Entamoeba, die diese Autoren begründet haben, berechtigt. Hingegen war damals der Name „hominis“ unberechtigt, da die Autoren ihre Art mit der von Lösch identifizierten, sie mußte Entamoeba coli (Lösch) heißen.

Nach meiner Auffassung muß die Identifizierung der harmlosen Amoebe mit der von Lösch unsicher bleiben, aber da nur zwei Arten, um deren Nomenklatur es sich handelt, existieren, muß eine derselben den ältesten Namen behalten und ich bestimme hierzu die harmlose, so daß diese nunmehr heißt:

Entamoeba coli (Lösch) emend. Schaudinn. Alle übrigen Namen, die der Amoeba coli seit Lösch gegeben wurden, können vorläufig nur mehr oder weniger fragliche Synonyma hierzu bleiben, da bis auf Jürgens niemand die andere Art erkennbar charakterisiert hat[1]). Dieser Autor hat aber seiner Amoebe keinen neuen Namen gegeben. Ich will sie Entamoeba histolytica nennen, wegen ihrer gewebszerstörenden Fähigkeit und vorläufig auf die Aufstellung eines neuen Gattungsnamens verzichten, bis die Beziehungen zu anderen parasitären Amoeben genauer erforscht sind.

1. Entamoeba coli Lösch.

Grassi[2]) hat diese Amoebe zuerst beim gesunden Menschen nachgewiesen, ferner fand sie dann Schuberg[3]) bei mehreren gesunden Individuen nach Eingabe von Bittersalz. Die gesamte Literatur, bis 1897, auf deren kritische Besprechung ich in meiner ausführlichen Arbeit eingehen werde, ist von Casagrandi und Barbagallo in ihrer schon erwähnten Monographie über diese Amoebe sorgfältig zusammengestellt (vgl. ferner das vorzügliche Referat von Schuberg) [3]).

---

[1]) Der positive oder negative Ausfall der Infektionen von Katzen mit amoebenhaltigen Faeces per anum sind, wie Casagrandi und Barbagallo nachgewiesen haben, nicht als Artkriterium zu verwerten; daher kann man auch von der Amoeba coli mitis und felis Quinckes nicht sicher entscheiden, zu welcher Art sie gehören, obwohl es ebenso wie bei den Arbeiten von Koch, Kartulis, Kruse und Pasquale, Roos und anderen nicht unwahrscheinlich ist, daß beide Arten, also auch die pathogene, vorgelegen haben. Auf diese Fragen, wie überhaupt auf die ganze kritische Literaturverwertung kann ich in dieser Mitteilung noch nicht eingehen.

[2]) B. Grassi, Dei protozoi parasiti e specialmente die quelli che sono nell'uomo. Sunto preventivo dell' Ac. Milano 1879 und in: Atti Soc. it. Sc. nat., vol. XXIV, Milano 1882.

[3]) A. Schuberg, Die parasitischen Amoeben des menschlichen Darmes. Kritische Übersicht usw., in: Zentralbl. f. Bakteriologie und Parasitenkunde, Bd. 13, 1893, Nr. 18, 19, 20.

Mein Material stammte teils aus meiner Heimat, Ostpreußen, wo bei der Landbevölkerung die harmlose Amoebe in der Hälfte der untersuchten Fälle [68] konstatiert wurde, aus Berlin, wo nur ca. 20 % der untersuchten Faeces infiziert war, und aus dem österreichischen Küstenlande. Hier fand ich im Laufe der zwei letzten Jahre bei 385 untersuchten Faecesproben diese Amoebe nicht weniger als 256 Mal. Meinen Darm habe ich zweimal künstlich selbst infiziert mit Hilfe der Cysten, einmal in Berlin und ein zweites Mal in Rovigno. In beiden Fällen war der künstlichen Infektion eine zweimonatliche, regelmäßige Kontrolle meiner Faeces vorangegangen. Außerdem wurden auch junge Katzen zum Studium der Cystenentwicklung nach dem Vorgange von Casagrandi und Barbagallo mit Erfolg infiziert. Die Resultate meiner Infektionsversuche an mir selbst wie den Versuchstieren stimmen vollkommen mit den Befunden dieser beiden italienischen Forscher überein, so daß ich hier nur auf ihre Arbeit zu verweisen brauche. Ebenso findet man bei ihnen eine genaue Beschreibung der Morphologie der Amoebe, ihrer Bewegung und ihres feineren Baues, selbst die verschiedenen Stadien der Kernstruktur sind richtig erkannt. Namentlich haben sie aber auch das Verhalten des hyalinen, schwach lichtbrechenden Protoplasmas bei der Bildung der Pseudopodien gut beschrieben und abgebildet. Während der Ruhe besitzt nämlich diese Amoebe nicht eine Sonderung von Ektoplasma und Entoplasma, sondern nur bei der Bewegung tritt dieselbe hervor, dann wird der als Pseudopodium vorquellende Teil des Körpers erst hyalin, behält aber immer schwächeres Lichtbrechungsvermögen als das übrige Plasma; auch im fixierten Präparat ist er stets schwächer färbbar als der übrige Weichkörper. Der Kern ist bläschenförmig, in der Ruhe kuglig, mit derber Kernmembran. Im Zentrum liegen bei den meisten vegetativen Stadien ein oder mehrere aus Plastin und Chromatin gebildete kleine Kernkörperchen, während das Chromatin in Gestalt feiner Körnchen durch das die Kernhöhle dicht erfüllende achromatische Netzwerk (Alveolensystem) verteilt ist und besonders an der Kernmembran dichter gehäuft erscheint; von diesem Zustand führen allerlei Übergangsstadien zu zahlreichen anderen Konfigurationen der Kernstruktur, die ich hier nicht schildern will.

Die Vermehrung während des vegetativen Zustandes erfolgt in zweifacher Weise, 1. durch einfache Teilung, 2. durch Schizogonie oder Brutbildung von 8 Tochtertieren. Bei der einfachen Teilung schnürt sich erst der Kern hantelförmig ein und teilt sich amitotisch, dann folgt die ganze Zelle nach dem Auseinanderrücken der Tochterkerne. Bei der Schizogonie gehen kompliziertere Kernveränderungen voraus, die zu einer multiplen Kernteilung ähnlich wie ich sie bei Calcituba beschrieben habe, führen. Und zwar entstehen normalerweise stets 8 Kerne. Der Kern vergrößert sich durch Flüssigkeitsaufnahme, der Weichkörper entledigt sich aller Fremdkörper und stellt seine Bewegungen ein. Im Kern sondert sich die färbbare Kernsubstanz an der Peripherie in 8 größere Anhäufungen, die nach Auflösung der Kernmembran im Plasma als Tochterkerne verteilt werden. Gleich darauf zerfällt der Weichkörper, entsprechend der Zahl der Kerne in 8 kleine Amoeben, die nach allen Seiten auseinanderkriechen.

Casagrandi und Barbagallo haben bereits einige dieser Stadien gesehen; ihre Fig. 10, 11, 12 stellen Phasen der direkten Kernteilung vor der Zweiteilung dar, Fig. 13 das 8-kernige Stadium kurz vor der Schizogonie. Fig. 8 dürfte einen Kern darstellen, der eben im Begriff war, die Anlagen der Tochterkerne in seinem Innern zu bilden.

Die Vermutung von Schuberg, daß im normalen Darm die Amoeben nur im oberen Teil des Dickdarms für ihr vegetatives Leben die geeigneten Lebensbedingungen finden, ist richtig, wie ich mich bei mehreren Sektionen an anderen Krankheiten verstorbener Menschen überzeugt habe. Man kann sich aber die vegetativen Stadien beim lebenden Menschen durch

Eingabe von Abführmitteln leicht zu Gesicht bringen, wie ich nach dem Vorgange Schubergs an mir selbst wiederholt feststellen konnte. Bei der Eindickung der Faeces sterben die vegetativen Stadien der Amoeben entweder ab, oder sie bilden, wenn sie in dem richtigen Stadium waren, die Dauercysten. Die parasitären Amoeben verhalten sich ähnlich wie manche Coccidien, erst nach einer längeren Periode der vegetativen, ungeschlechtlichen Vermehrung, die wie dort zur Autoinfektion des Wirtes dient, werden durch Vermittlung eines Geschlechtsaktes die Stadien gebildet, welche zur Neuinfektion anderer Wirte dienen. Die Länge der vegetativen Periode ist sehr wechselnd, sie hängt wahrscheinlich neben anderen inneren Gründen von den äußeren Lebensbedingungen ab. Bei günstigen Ernährungsverhältnissen, z. B. in diarrhoischen Stühlen dauert sie länger, als im normalen Darm, die Cysten treten daher in flüssigen Faeces erst sehr spät auf, doch ist zu ihrer Bildung nicht immer die Eindickung der Faeces notwendig, sie scheint sie nur zu begünstigen.

Die von Grassi entdeckten Cysten haben durch seine Schüler Casagrandi und Barbagallo eine genaue Untersuchung erfahren. Vor allen haben diese Autoren die Entwicklung der jungen Amoeben aus den Cysten bei der Neuinfektion schon festgestellt, ich kann ihre Untersuchungen hierüber ganz bestätigen. Ich bespreche daher hier nur die Kernveränderungen und die Befruchtung, die diese Autoren noch nicht erkannt haben, weil sie den ganzen Encystierungsvorgang nicht kontinuierlich am lebenden Tier verfolgen konnten. Sie schildern die Cysten als 1- bis 12-kernig und beschreiben eine merkwürdige Kernvermehrung, die an eine multiple erinnert (Fig. 19). — Am günstigsten für das Studium der Encystierung sind Stühle, die nach Diarrhöe auftreten und halbflüssige Konsistenz besitzen. In geeigneten Fällen findet man dann noch zahlreiche vegetative Stadien und daneben schon Cysten in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen. Es gibt wenig so günstige Objekte für Kernstudien an der lebenden Zelle wie diese Cysten, deren Plasma ganz rein von allen Fremdkörpern ist und bei künstlichem, richtig abgeblendetem Licht die Kerne fast so scharf und deutlich wie bei einem gefärbten Präparat erkennen läßt. Schon in den vegetativen Stadien, wenn sie nicht gerade zu stark mit Fremdkörpern vollgestopft sind, ist der Kern stets ausnehmend deutlich zu erkennen; bei der Encystierung werden nun alle fremden Inhaltsgebilde ausgestoßen, das Plasma wird ganz hell und durchsichtig, hierdurch tritt der Kern noch deutlicher hervor.

Das erste Stadium des Encystierungsprozesses wird dadurch erreicht, daß die einkernige Amoebe sich kuglig oder oval abrundet, hierbei alle Fremdkörper und viel Flüssigkeit abgibt und sich stark kontrahiert, zugleich wird auf der Oberfläche eine äußerst zarte und schwach lichtbrechende aber ziemlich dicke Gallertschicht abgeschieden. Hierauf teilt sich der Kern, nachdem er seine Struktur verändert hat, durch eine primitive Mitose in zwei gleiche Tochterkerne, die nach entgegengesetzten Enden des Plasmakörpers bis zur Peripherie auseinanderrücken. Das Plasma verdichtet sich um die beiden Kerne, hierdurch entsteht zwischen ihnen ein heller Raum, der den Weichkörper in zwei unvollständig getrennte Partien zerlegt. In diesem Zustand verharrt der Organismus längere Zeit, die beiden Kerne werden allmählich undeutlicher und sind schließlich am lebenden Objekt gar nicht mehr wahrzunehmen. Bei der Färbung dieser Stadien erkennt man, daß die Kerne sich auflösen, und zwar geben sie ihr gesamtes peripher gelegenes Chromatin an das umgebende Plasma ab, das ganz dunkel färbbar wird, es bleibt nur eine sehr feinmaschige undeutlich gegen das Plasma abgegrenzte Partie des Kerns übrig. Aus dieser rekonstruiert sich dann wieder ein neuer, aber kleinerer Kern, als der ursprüngliche, der anfangs sehr chromatinarm ist. Am lebenden Objekt treten dementsprechend nach einiger Zeit die beiden Kerne wieder deutlicher, aber in kleinerer Gestalt hervor.

Diese Rekonstruktion der Kerne habe ich besonders genau bei vielen Tieren verfolgt, die Details kann ich hier ohne Abbildungen nicht schildern, das Resultat war aber, daß diese Vorgänge eine gewisse Variabilität aufweisen, deren Grenzen ich wenigstens hier andeuten möchte.

1. Fall. Die Tochterkerne lösen sich ganz auf, das Plasma ist nur mit chromatischen Körnchen und Strängen erfüllt, von denen die Hauptmasse resorbiert wird, während aus einem Teil die neuen Kerne rekonstruiert werden.

2. Fall. Die Tochterkerne lösen sich auf, nur eine kleine zentrale Partie bleibt erhalten, die chromatischen Stränge und Körner werden zum Teil aus der Zelle ausgestoßen, zum Teil resorbiert.

3. Fall. Die Tochterkerne geben nur feine chromatische Partikel und Stränge an das Plasma ab, bleiben aber deutlich begrenzt erhalten und werden in toto ausgestoßen, die Tochterkerne rekonstruieren sich aus den zurückgebliebenen Chromatinpartikeln.

4. Fall. Ein Kern folgt dem Modus von Fall 1 oder 2, der andere dem von Fall 3. Kurz es lassen sich alle Übergänge und Kombinationen der ersten 3 Fälle auffinden.

Die von Casagrandi und Barbagallo richtig beobachtete „Automutilazione“ dieses zweikernigen Stadiums (Fig. 14, Tafel II ihrer Arbeit) gehört in die Reihe dieser Vorgänge beim Beginn der Encystierung.

Gemeinsam ist diesen verschiedenen Vorgängen, daß stets ein Teil der ursprünglich im Kern enthaltenen Substanzen zugrunde geht, während aus einem anderen Teil der neue Kern rekonstruiert wird. Meine Beobachtungen zeigten mir nun, daß die angedeutete Variabilität mit dem Grad der Ausbildung der Cystenhülle in Verbindung steht. Ist nämlich die Gallerthülle erst ganz schwach entwickelt oder noch gar nicht vorhanden und tritt dann schon die Rekonstruktion der Kerne ein, so ist ein Auswerfen der zugrunde gehenden Teile möglich, ist aber die Gallerthülle bereits stark entwickelt, oder beginnt sogar schon auf der Oberfläche des Plasmas die Differenzierung der eigentlichen Cystenmembran, so verbleiben die zugrunde gehenden Substanzen im Plasma, es kommt dann zu einer vollständigen Auflösung der Kerne.

Die rekonstruierten Kerne bleiben von nun ab auch im Leben erkennbar und sind daher bei ihren weiteren Schicksalen zu verfolgen. Sobald sie wieder aufgetaucht sind, liegen sie wie die primären Kerne an entgegengesetzten Polen des Körpers. Beide teilen sich nun gleichzeitig oder kurz nacheinander durch primitive Mitose, die aber in ihren Einzelheiten von der Primärteilung abweicht in je zwei, so daß also die Zelle vierkernig ist, die Tochterkerne liegen paarweise an entgegengesetzten Polen. Auf jeder Seite schrumpft einer der Kerne zu einem Reduktionskörper zusammen, während der andere sich wieder teilt. Es liegen nun auf jeder Seite je drei Kerne, zwei zunächst noch gleich, der dritte in Degeneration. Einer der beiden neu entstandenen Kerne beginnt auch zu schrumpfen und verwandelt sich allmählich während der nun folgenden Vorgänge in einen zweiten glänzenden Reduktionskörper. Meist spielen sich diese Erscheinungen auf beiden Seiten der Zelle gleichzeitig ab, doch können sie auch differieren, überhaupt geht die Degeneration der zugrunde gehenden Kerne in recht verschieden weiten Zeitgrenzen vor sich und ferner können hier ähnlich wie bei Cyclospora allerlei interessante pathologische Vorgänge die normale Weiterentwicklung unterbrechen. Diese verlangen ein besonderes Studium, hier kann ich auf dieselben nicht eingehen.

Nach der Reduktion beider Kerne findet man im günstigsten Falle nur sie beide allein vor, meist ist aber noch der eine oder andere Reduktionskörper erhalten.

Jetzt beginnt normalerweise erst die eigentliche Encystierung, der Weichkörper kontrahiert sich noch mehr und scheidet auf seiner Oberfläche eine stärker lichtbrechende dünne

aber feste Membran ab. Die Gallerthülle ist jetzt meist nicht mehr nachweisbar. Bei der Kontraktion ist die helle Zone, welche die beiden dichteren Plasmapartien um die Kerne trennte, verschwunden, die beiden reduzierten Kerne haben sich genähert.

Hierauf teilt sich jeder, wiederum mitotisch. Die langgestreckten Spindeln stellen sich hierbei parallel nebeneinander, meist im Zentrum der Zelle. Dies erfolgt in der Weise, daß die von den entgegengesetzten Polen nach der Mitte der Zelle aufeinander zu rückenden Kerne, wenn sie sich fast berühren, die Kernteilung beginnen, hierbei schiebt sich der eine Spindelpol an dem von entgegengesetzter Seite kommenden vorbei, bis er auf die Höhe des entfernteren gekommen ist. Nachdem sich die parallelen Spindeln geteilt haben, rücken die beiden Tochterkernpaare, deren Paarlinge von verschiedenen Kernen abstammen, wieder nach entgegengesetzten Seiten auseinander, bis an die Peripherie und verschmelzen hier zu je einem, so daß wir nun wiederum eine zweikernige Zelle haben, wie vor dem Kopulationsprozeß, der in mancher Hinsicht, besonders durch den Austausch der hinüberwandernden Kernhälften, an die Konjugationsvorgänge der Infusorien erinnert.

Die beiden durch Kopulation entstandenen Kerne teilen sich nun zweimal durch eine primitive Mitose, die aber wieder etwas von den früheren Kernteilungsarten abweicht. Die Cyste, deren Membran inzwischen dichter geworden ist, besitzt nunmehr 8 Kerne und ist hiermit fertig ausgebildet, eine Teilung des Plasmas in 8 kleine Amoeben findet erst beim Ausschlüpfen im Anfangsteil des Dickdarms des nächsten Wirtes statt, Vorgänge die schon von Casagrandi und Barbagallo richtig beobachtet sind; der Zeugungskreis von Entamoeba coli ist mit dem Ausschlüpfen der jungen Amoeben geschlossen. Von den mit den Faeces entleerten Cysten macht meist nur ein kleiner Teil, ca. 10—20% den geschilderten Entwicklungsgang bis zur 8-kernigen Cyste normal durch. Die meisten gehen vorher zugrunde infolge irgendeiner früher oder später eintretenden, durch innere Ursachen bedingten Entwicklungshemmung. Auf diese für die Zellpathologie interessanten Vorgänge, die ähnliche Phänomene betreffen, wie ich sie bei der Befruchtung der Cyclospora caryolytica geschildert habe, werde ich in meiner ausführlichen Arbeit genau eingehen, sie erklären auch die Bilder, welche Casagrandi und Barbagallo von einigen mehr als 8 Kerne enthaltenden Cysten gegeben haben. Ich betone nochmals, daß nur die 8-kernigen Cysten, die außerordentlich charakteristisch sind und mit keinem Inhaltsgebilde der Faeces verwechselt werden können, entwicklungsfähig sind, hiervon habe ich mich durch das Experiment am eigenen Körper und an Katzen überzeugt. In alten trockenen Faeces sind auch stets nur noch diese Formen erhalten.

Ohne hier auf weitere theoretische Erwägungen und Homologisierungen näher einzugehen, möchte ich nur hervorheben, daß die Encystierung von Entamoeba coli in vielen Punkten mit der von Actinosphaerium nach den Untersuchungen R. Hertwigs[1]) übereinstimmt; Actinosphaerium unterscheidet sich zwar wesentlich durch die Vielkernigkeit im vegetativen Zustand. Aber die Kernrekonstruktionsvorgänge vor der Encystierung, ferner die Tatsache, daß bei der Kopulation zwei Tochterkerne desselben Mutterkerns nach zwei Reduktionsteilungen sich wieder vereinigen und das Vorhandensein von 5 verschiedenen Modifikationen der Kernteilung bei diesen Entwicklungsvorgängen zeigen große Ähnlichkeit. Die Kopulation selbst weist andererseits auch Beziehungen zu der Befruchtung der Infusorien auf, die mit Hilfe eines stationären und eines Wanderkerns erfolgt. Während bei den Infusorien, bei Polystomella, Centropyxis und Chlamydophrys sich die Geschlechtskernsubstanz während des vege-

[1]) In: Abh. Ak. München, Kl. II, Bd. 19, Abt. 3, 1899.

tativen Lebens als besonderer Kern oder als Chromidialmasse von dem Stoffwechselkern getrennt entwickelt, ist sie bei Entamoeba coli mit der vegetativen Kernsubstanz in einem Kern vereinigt, zur Trennung kommt es nur vor der Kopulation, dann wird die Substanz des Stoffwechselkerns oder er selbst ganz ausgestoßen oder in anderer Art vernichtet, für kurze Zeit tritt ein Chromidium auf, aus dem sich die Geschlechtskerne differenzieren. Ähnlich scheint es bei Actinosphaerium zu sein. Es ist hier von besonderem Interesse, daß in pathologischen Zuständen, wie Hertwig nachwies, auch im vegetativen Leben eine Trennung der beiden Kernsubstanzen hervorgebracht werden kann.

Die Aufgabe der weiteren Forschung wird es nun sein, auch die Zellen der höheren Wesen auf das Vorhandensein dieser zwei bei gewissen Protozoen für verschiedene Zwecke ausgebildeten Kernbestandteile, der Stoffwechsel- und Geschlechtskernsubstanz zu untersuchen und ihr Verhalten zueinander festzustellen. Ich vermute, daß die Verhältnisse bei den meisten Zellen, die nur einkernig sind, ähnlich liegen werden, wie bei Entamoeba coli und Actinosphaerium, daß nämlich Geschlechts- und Stoffwechselkernsubstanz während des größten Teils des Zellenlebens in einem einzigen morphologisch-differenzierten Zellkern vereinigt sind und daß nur bei pathologischen Vorgängen oder vor der Befruchtung eine Trennung stattfindet. Die Protozoenforschung wird aber nach weiteren Übergängen und Variationen zwischen den Kernverhältnissen der Infusorien und der übrigen Einzelligen suchen müssen, denn die wenigen Beispiele, die ich hier gegeben habe, beweisen schon die Mannigfaltigkeit dieser komplizierten Beziehungen.

2. Entamoeba histolytica n. sp.

Diese Amoebe, welche identisch ist mit der von Jürgens[1]) bei Dysenterie, die aus China stammte, beschriebenen und experimentell untersuchten Form, habe ich in lebendem Zustande bisher nur fünfmal längere Zeit studieren können. Es handelte sich bei allen 5 Fällen um in den Tropen erworbene Dysenterie, 2 Fälle stammten aus Ägypten, 2 aus China, 1 aus Siam. Nach meinen Angaben konserviertes Material von weiteren 7 Fällen verdanke ich Herrn Dr. Kartulis und Herrn Professor Loos in Ägypten. Bei diesem geringen Material und aus Gründen, die in der Natur der Amoeben selbst liegen, muß ich noch eine große Lücke in dem Entwicklungszyklus dieser Form lassen, deren Ausfüllung erst späterer Forschung überlassen bleibt.

Die jüngeren, vegetativen Stadien der Amoebe, die in den dysenterischen Faeces und in dem erkrankten Darmepithel selbst gefunden werden, sind von Jürgens in zutreffender Weise geschildert worden. Der Hauptunterschied im lebenden Zustand gegenüber den entsprechenden Stadien der Entamoeba coli, fällt sofort ins Auge, wenn man beide Amoebenarten nebeneinander sieht. Bei Entamoeba coli ist das hyaline Pseudopodioplasma gegen das übrige Plasma nicht abgesetzt und wesentlich schwächer lichtbrechend, bei der Dysenterie-Amoebe ist stets ein deutlich entwickeltes Ektoplasma als besondere Plasmazone vorhanden und besitzt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als das Entoplasma. Wie Jürgens richtig erkannt hat, macht es einen glasigen Eindruck, es ist zähflüssig, und gerade dieser Hauptunterschied der lebenden Amoeben bedingt auch die differenten Lebensäußerungen. Die harmlose Entamoeba coli vermag mit ihren weichen Pseudopodien gar nicht in die gesunde Epithelschicht einzudringen, während die Dysenterie-Amoebe vermöge ihres zähen Ektoplasmas sich überall

---

[1]) l. c.

durchzwängen und eindrängen kann. Dies ist leicht am frisch geschnittenen infizierten Katzendarm zu beobachten. Hier kriechen die Amoeben oft noch stundenlang umher und drängen hier und da die Zellen des Epithels auseinander, schieben sie auch ganz fort, treiben sie vor sich her und zwängen sich in die engsten Spalten. Die vorzügliche Schilderung dieser Vorgänge, die Jürgens gegeben hat, kann ich hiernach vollständig bestätigen. Jeder, der diese Unterschiede in dem Verhalten der beiden Amoeben einmal gesehen hat, wird, wie ich glaube, nicht nur von ihrer Verschiedenheit, sondern auch von der gewebezerstörenden Fähigkeit der Dysenterie-Amoebe überzeugt werden.

Während der Kern der Entamoeba coli im Leben als deutliche scharf begrenzte Blase, die mit kleinen oder größeren stärker lichtbrechenden Körnern und Ballen erfüllt ist, fast stets leicht zu finden ist, stellt der Kern von Entamoeba histolytica, wenn er überhaupt gefunden wird, was oft große Schwierigkeit bereitet, ein fast ganz homogenes schwach lichtbrechendes Gebilde dar. Bei der Färbung treten die Unterschiede noch deutlicher hervor. Der Chromatinreichtum aller vegetativen Kernstadien von Entamoeba coli ist sehr charakteristisch gegenüber dem Vorhandensein ganz spärlicher färbbarer Substanzen im Kern der Entamoeba histolytica. Meist ist bei ihr nur ein einziger Nucleolus im Zentrum entwickelt und außerdem an der Kerngrenze eine schmale verdichtete Chromatinzone. Ohne Abbildungen lassen sich aber die Differenzen in der feineren Kernstruktur nicht darstellen, ich will daher vorläufig nur erwähnen, daß ich kein übereinstimmendes Stadium bei beiden Amoeben gefunden habe. Der Kern von Entamoeba coli macht im vegetativen Stadium einen starren Eindruck, er ist fast stets kuglig oder oval und läßt meist eine deutliche farblose aber verdichtete Kernmembran außerhalb des Chromatinnetzes erkennen; bei Entamoeba histolytica ist das Gegenteil der Fall, der Kern verändert, wie man schon im Leben beobachten kann, oft seine Gestalt, wird von Fremdkörpern, die sich im Plasma befinden, während der Bewegungen leicht ganz verzerrt; eine achromatische Kernmembran läßt sich nicht nachweisen. Seine Lage ist stets exzentrisch, oft ganz an der Grenze des Ektoplasmas, gegen das er in vielen Stadien als platte Scheibe angepreßt erscheint, was bei Entamoeba coli nie wahrzunehmen ist. So lassen sich noch viele andere Unterscheidungsmerkmale, sowohl für die lebenden als die konservierten Amoeben finden, so daß man in keinem Stadium im Zweifel sein kann, welche der beiden Formen man vor sich hat.

Von den vegetativen Vermehrungsarten der Entamoeba histolytica habe ich bisher die Teilung und Knospung im Leben beobachten können. Die Teilung unterscheidet sich von der Knospung nur dadurch, daß die Tochtertiere bei ihr annähernd gleich sind, während die in Ein- oder Mehrzahl auftretenden Knospen kleiner sind, als das zurückbleibende Muttertier. Die Kernvermehrung ist in beiden Fällen eine amitotische, aber ebenfalls entweder Teilung, oder einfache resp. multiple Knospung. Die multiple Knospung, das heißt die Abschnürung mehrerer kleinerer Tiere hatte ich längere Zeit für die einzige Art der Vermehrung gehalten, so lange ich nur die im Darmlumen vorkommenden Amoeben beobachtete; als ich auch die lebensfrischen Darmschnitte untersuchte, fand ich die einfache Teilung und Knospung bei den zwischen den Zellen des Darmepithels eingezwängten Amoeben. Diese Art der Vermehrung ist in diesem Medium ohne Zweifel die rationellere. In keinem Falle wurden aber Andeutungen von dem Vorhandensein einer Brutbildung von 8 Tieren, die für Entamoeba coli charakteristisch ist, gefunden.

Jürgens hat bei seiner Amoebe niemals Dauerstadien gefunden. Die 8-kernigen Cysten der Entamoeba coli hätte er sicher nicht übersehen, wenn sie vorhanden gewesen wären, man erkennt sie in den Faeces schon bei mittlerer Vergrößerung und gar in einem gefärbten Faeces-

ausstrich kann sie selbst ein ganz ungeübter Mikroskopiker leicht finden, wie ich mich bei Schülern, die erst anfingen mikroskopisch zu arbeiten, seit Jahren oft überzeugen konnte. Ich selbst habe zwar diese 8-kernigen Dauerstadien bei Infektionen mit der Entamoeba histolytica zuweilen gefunden, konnte aber stets feststellen, daß es sich um Doppelinfektionen mit beiden Amoeben handelte. Bei Reininfektionen mit Entamoeba histolytica vermißte ich sie immer und fand auch nichts Ähnliches, denn die Dauerstadien dieser Form sind winzig kleine (3—7 μ) Gebilde, wie wir sehen werden, sie fallen unter den zahlreichen Bestandteilen der Faeces gar nicht auf, um so weniger als sie in fertigem Zustande sehr zerstreut verteilt sind.

Die Bildung der Dauerstadien der Entamoeba histolytica findet ebenso wie bei vielen anderen parasitären Protozoen erst statt, wenn die Lebensbedingungen nach einer längeren Periode einer lebhaften Vermehrung schlechter werden. Dieser Moment fällt bei der Dysenterie meist mit dem Beginn der Heilung zusammen. Die Dauerformen treten erst auf, wenn die Faeces fester werden, oder vielleicht richtiger ausgedrückt, wenn die vegetative Vermehrung der Amoeben aufhört, tritt Heilung ein. Ich habe die Dauerstadien und die sie vorbereitenden Phasen der Parasiten niemals auf der Höhe des Krankheitsprozesses gefunden, eine Erscheinung, die auch bei den Coccidien oft festgestellt ist.

Der Beginn der Vorbereitungen für die Sporenbildung macht sich zuerst am Kernapparat bemerkbar. Die periphere Chromatinzone des Kerns wird allmählich breiter und dehnt sich in das umgebende Plasma aus, die Begrenzung des Kerns wird noch unschärfer als vorher. Dann gibt der Kern große Mengen von Chromatin an das Plasma ab. Diese Chromatinbrocken, deren Abstoßung vom Kern man Schritt für Schritt in den gefärbten Stadien verfolgen kann, werden so stark vermehrt, daß sie schließlich in Gestalt von Chromidien das ganze Plasma erfüllen, während der Kern selbst degeneriert. Beobachtet man solche Formen im Leben (wie bei Entamoeba coli liefert auch hierfür der halbflüssige Kot, der nach Erlöschen des akuten Stadiums der Krankheit auftritt, das günstigste Beobachtungsmaterial), so bemerkt man folgendes: Der Kern liegt ganz peripher, ist sehr verkleinert und meist in Gestalt einer platten Scheibe an der Grenze des Ektoplasmas zu finden, oft wird er unter den Augen des Beobachters ganz ausgestoßen, indem sich ein Plasmabuckel mit ihm hervorwölbt und abschnürt. Die peripheren, ektoplasmatischen Teile des Plasmas, die zuerst ganz homogen sind, nehmen an verschiedenen Stellen unter Buckelbildung eine parallel zur Oberfläche verlaufende feinfaserige Struktur an. Es wölben sich allmählich in 2—3 Stunden, oft unter heftigen Strömungserscheinungen im Innern des Plasmas immer mehr solcher kleinen Buckel hervor, sie erheben sich mehr über die Oberfläche und schnüren sich schließlich als kleine konzentrisch-faserig strukturierte Kugeln von 3—7 μ Durchmesser ab. Bald scheiden diese Kugeln ohne ihre Struktur zu verändern auf ihrer Oberfläche eine anfangs farblose doppelt konturierte Membran ab. In einigen Stunden nimmt sie aber hellbräunlichgelbe Färbung und starkes Lichtbrechungsvermögen an; man kann nun im Innern der Kugel keinerlei Struktur mehr erkennen. Der Rest der Amoebe geht allmählich zugrunde. Die Färbung dieser Stadienreihe ergab folgendes Resultat: Der Kern gibt Chromidien an das Plasma ab, während letztere sich vermehren und im ganzen Plasma verteilen, degeneriert der Kern und wird ganz aufgelöst oder ausgestoßen. Die Chromidien ziehen sich aus dem Entoplasma zurück und sammeln sich in den peripheren Teilen, indem sie sich in dichten faserigen Strängen im Ektoplasma ansammeln und letzteres schließlich als gleichmäßige netzförmige Chromidialmasse durchsetzen. Ektoplasmabuckel dicht mit Chromidialmasse erfüllt treten hervor, sie sind dann als abgelöste Kugeln auf der Oberfläche der Zelle nachzuweisen, anfangs noch mit derselben Struktur; sobald die Hülle der Kugeln abgeschieden wird, dringen

die Kernfarbstoffe nicht mehr gut ein, dieselbe Struktur ist aber noch nachweisbar auf Schnitten. Ist dann die gelbbraune Hülle gebildet, so ist auch im gefärbten Präparat nichts mehr im Innern der Kugel zu sehen, selbst die Schnittechnik versagt vollkommen, die kleinen Kugeln springen vor dem Messer aus. Ich vermag also vorläufig über die weiteren Kernvorgänge im Innern dieser Sporen nichts mehr auszusagen. Bezüglich des Plasmarestes der Amoebe ergibt die Färbung dasselbe Resultat wie die Beobachtung im frischen Zustande. Hier muß ich also die vorher erwähnte Lücke in der direkten Beobachtung der Entwicklung lassen.

Ich schließe hieran die Schilderung eines Experiments, welches ohne Beobachtung der Sporenentwicklung beweist, daß diese Gebilde die Neuinfektion vermitteln. Von demselben Fall in China erworbener Dysenterie, der die obige Schilderung der Sporenbildung geliefert hatte, nahm ich eine kleine Faecesprobe, den Rest der Faeces, die zu der Untersuchung gedient hatten, und teilte ihn in 3 Portionen; jede dieser Portionen wurde an der Luft getrocknet und genügte in Wasser aufgeschwemmt für ca. 20 Quetschpräparate unter Deckgläsern (18 × 22 mm). Diese Präparate wurden mit dem verschiebbaren Objekttisch Stück für Stück bei starker Vergrößerung sorgfältig durchmustert, was viele Stunden beanspruchte. Es fanden sich keinerlei den Cysten der Entamoeba coli ähnliche Gebilde, nur die kleinen Sporen der Entamoeba histolytica wurden in größerer Zahl bemerkt. Von Amoeben war natürlich keine bei der Eintrocknung erhalten geblieben.

Die Deckgläser wurden nun abgenommen, die Faeces mit reinem Wasser abgespült, gesammelt und das Material von 10 solchen Präparaten mit Wasser so verdünnt, daß die Aufschwemmung ca. 1 ccm betrug. Einer jungen anscheinend ganz gesunden, kräftigen Katze, deren feste Faeces auf Amoeben und Amoebencysten sorgfältig untersucht wurden, aber nichts Verdächtiges enthielten, gab ich mit Milch und frischem Rindfleisch die obige Aufschwemmung zu fressen. Am Abend des 3. Tages bereits wurden von dieser Katze blutig-schleimige Faeces mit großen Mengen der typischen Entamoeba histolytica entleert, am Nachmittag des 4. Tages war sie verendet. Die Sektion ergab typische ulceröse Dysenterie des Dickdarms, die Einwanderung der Amoeben in das Epithel konnte in ganz entsprechender Weise, wie von Jürgens bei seinen Katzeninfektionen, die per anum erfolgt waren, festgestellt werden. Dieser und ein weiterer entsprechender Versuch, bei dem eine ältere Katze benutzt wurde, die auch bald erkrankte, aber nach 4 Wochen spontan ausheilte, ergaben nicht nur die Bestätigung der Befunde von Jürgens, der auch zwei Fälle von Infektion per os erwähnt, sondern zeigen auch den Zusammenhang der Neuinfektion mit den geschilderten Dauersporen. Ich kann hier nicht ausführlich meine weiteren Versuche schildern, nur noch eines Experiments möchte ich Erwähnung tun, welches beweist, daß die Dauersporen allein die Neuinfektion hervorzubringen imstande sind. Die Faeces der eben erwähnten Katzen enthielten, entsprechend meinen sonstigen Erfahrungen über die Encystierung, nur vegetative Stadien der Amoeben (von diesen ist ja bekannt, daß sie, lebendig in den Darm einer Katze per anum gebracht, sich weiter entwickeln), Sporen wurden nicht gefunden und auch keine vorbereitende Stadien. Eine Katze erhielt größere Quantitäten dieser Faeces zu fressen. Sie blieb ganz gesund und zeigte durch 4 Wochen keine Amoeben in den Faeces, dann wurde sie mit dem Rest der Faeces des dysenteriekranken Chinakriegers, der von dem ersten Versuch übrig geblieben und getrocknet war, gefüttert und zeigte nach 6 Tagen die ersten Amoeben im Stuhl. Sie war aber widerstandsfähiger als die erste Katze (auch älter und größer), sie starb erst 2 Wochen später an der typischen Amoebendysenterie.

Bezüglich meiner Untersuchungen über die pathologischen Veränderungen, die durch die

Entamoeba histolytica hervorgerufen werden, komme ich zu demselben Resultat wie Jürgens, und zwar nicht nur bei Katzen, sondern auch beim Menschen. Ich finde die Amoeben hier auch nicht selten an noch gesunden Stellen der Mucosa in den Lieberkühnschen Drüsen und kann sie dann in die Submucosa verfolgen; die Unterminierung der Schleimhaut und die Abszeßbildung in späteren Stadien des Krankheitsprozesses erklären sich, wie ich glaube, durch folgende Überlegungen. Die Epithelschicht dürfte ein gegen Eindringen von Fremdlingen widerstandsfähigeres Gewebe sein als die geschützteren tiefen Lagen der Darmwand, ferner besitzt sie größere Regenerationsfähigkeit als die Submucosa und drittens nimmt die Zahl der Amoeben durch Vermehrung beim Tieferdringen zu. Diese 3 Faktoren genügen meines Erachtens, um das charakteristische Bild der Amoebenenteritis mit ihren tiefen, oft sackförmig abgeschlossenen Geschwüren und Abszessen ungezwungen nur durch die natürlichen Wachstums- und Lebensbedingungen der Schmarotzer selbst und der von ihnen angegriffenen Gewebe zu erklären. Diese Überlegungen werde ich später ausführlicher darstellen. Sicher scheint mir aber auf Grund der Untersuchungen von Jürgens und jetzt von mir, daß die Entamoeba histolytica nicht eine harmlose Kommensale wie Entamoeba coli ist, sondern ein echter Gewebsschmarotzer wie die Myxosporidien und zwar von allen bisher bekannten der gefährlichste unter den Protozoen und daß er allein imstande ist, eine schwere dysenterische, wohlcharakterisierte Darmerkrankung hervorzurufen; er ist nach meiner Überzeugung der Erreger der ulcerösen Amoeben-Enteritis des Menschen.

Jürgens wirft die Frage auf, ob dieser Organismus überhaupt zu den Amoeben gehört? Sie ist nicht leicht zu beantworten, da wir ja die Amoeben als phylogenetisch irgendwie begründete Gruppe nicht anerkennen können. Die neuere Protozoenforschung hat die Vorstellung gezeitigt, daß in der Stammesgeschichte der Protozoen einst ein Weg von freilebenden rhizopodenähnlichen Organismen zu den parasitischen Myxosporidien geführt hat. Meine Untersuchungen über diese wenig erforschten Organismen, die ich später publizieren werde, und über die freilebenden und parasitären Rhizopoden führen mich allmählich immer mehr zu einer Bestätigung dieser Vorstellung. Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß sowohl Entamoeba coli als Entamoeba histolytica am Ende von Seitenwegen stehen, die von der erwähnten Verbindungsstraße nach verschiedener Richtung sich einst abgezweigt haben. Der Weg, auf dem Entamoeba histolytica jetzt steht, führt in die Nähe des Wegenetzes der Myxosporidien. Mehr als diese Andeutungen, deren Ausführung später erfolgen soll, vermag ich bei dem jetzigen niederen Stand unserer phylogenetischen Kenntnisse von den Protozoen nicht zu geben, sie basieren hauptsächlich auf der vergleichenden Untersuchung der Kern- und Fortpflanzungsverhältnisse, die ja aber erst in ihren Anfangsstadien sind.

Für die weitere Erforschung des Komplexes verschiedener Darmerkrankungen, die unter dem Sammelnamen Dysenterie zusammengefaßt werden, wird die Zusammenarbeit der Protozoenforschung und der Medizin, wie ich hoffe, gute Früchte tragen. Es handelt sich zunächst um folgende Dinge: 1. die geographische Verbreitung der Entamoeba histolytica zu studieren, 2. das Vorkommen von Kombinationen der bazillären und amoeboiden Darmerkrankungen zu ermitteln. Der diphtherische Charakter der bazillären Dysenterie ist, wenn er rein ausgeprägt erscheint, scharf zu scheiden von dem ulcerösen der Amoebendysenterie; wie beeinflussen sich aber die beiden Krankheitserreger, wenn sie gemeinsam auftreten? Ferner ergibt sich die Frage, ob die ulceröse Dysenterie nur von den Amoeben verursacht wird oder ob auch Bakterien ähnliche pathologische Bilder erzeugen können? Endlich ist der Nachweis noch nicht geliefert, daß der Erreger der diphtherischen Dysenterie nur durch eine einzige Bazillenart dargestellt

wird. Zu dieser Frage möchte ich mir die Mitteilung einer kleinen Beobachtung erlauben. Entamoeba coli, die harmlose Amoebe, findet sich und vermehrt sich bei den verschiedensten Darmkrankheiten ebenso wie im gesunden Darm; auch bei bazillärer Dysenterie und echter Amoebendysenterie wird sie als Begleiterscheinung gefunden. Nur bei einer hier in Istrien zuweilen epidemisch auftretenden Form der diphtherischen Dysenterie habe ich die harmlose Amoebe stets vermißt, obwohl diese Amoebe gerade hier so verbreitet ist, wie ich es sonst nirgends gefunden habe. Ich verfüge über 29 derartiger Fälle und konnte bei einem Mann sogar nachweisen, daß er vor der Erkrankung und nach derselben Entamoeba coli besaß, nur während der Krankheit war sie verschwunden. Es scheint hiernach, daß gewisse bakterielle Dysenterien tödlich für die harmlosen Amoeben sind und wie ich hinzufügen will, nicht nur für diese, sondern auch für die anderen Kommensalen des Darms, denn ich konnte in keinem dieser Fälle Flagellaten feststellen, die sonst in jedem Darm zu finden sind.

Bei der durch den Shiga-Flexner-Kruseschen Bacillus verursachten diphtherischen Dysenterie ist dies Verhalten nicht zu beobachten.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die mich bei meinen Arbeiten über die parasitären Amoeben des Menschen mit Material unterstützt haben, meinen besten Dank zu sagen. Vorzüglich konserviertes Material erhielt ich von dem besten Kenner der ägyptischen Dysenterie, Herrn Dr. Kartulis in Alexandrien und Herrn Kollegen Professor Loos. Besonderen Dank schulde ich auch dem Sanitätsreferenten des Küstenlandes, Herrn Statthaltereirat Dr. Bohata und dem Sanitätsinspektor, Herrn Dr. von Celebrini bei der Statthalterei in Triest. Die Untersuchungen über Dysenterie wären mir nicht möglich gewesen, wenn nicht die k. k. Statthalterei in Triest sämtliche Amtsärzte und Krankenanstalten des Küstenlandes angewiesen hätte, mir alle dysenterischen Erkrankungen zu melden und Faecesproben zu senden. Hierfür erlaube ich mir meinen ergebensten Dank auszusprechen. Dieser gebührt auch dem Direktor des Seuchenhospitals St. Maria Magdalena in Triest, Herrn Dr. Marcovich, der mir die wichtigsten Fälle von tropischer Amoebendysenterie zugänglich gemacht und in liebenswürdigster Weise das musterhafte Laboratorium der Anstalt für meine Untersuchungen zur Verfügung gestellt hat.

Endlich möchte ich an alle Fachgenossen, die Gelegenheit haben, Amoeben bei Dysenterie zu beobachten, die ergebenste Bitte richten, mich mit kleinen, in Sublimatalkohol (2 : 1) konservierten und in Jodalkohol 80 % ausgewaschenen Faecesproben bei der Materialsammlung für geographisch-statistische Studien zu unterstützen.

Rovigno, zoologische Station, den 20. Dezember 1902.

Nachtrag zu den Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden.[1])

Tafel XXIV—XXVII.

Wie die Trypanosomenarbeit, so ist auch die zweite große Arbeit aus den besten Lebensjahren Schaudinns, seine Untersuchung über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, Fragment geblieben. In seiner vorläufigen Mitteilung hatte er von vier Rhizopoden: Polystomella, Centropyxis, Chlamydophrys stercorea und Entamoeba coli, so ziemlich die ganze Entwicklung, von Entamoeba histolytica einen großen Teil derselben bekannt gegeben. Er hatte die Absicht, in Hamburg diese Untersuchungen noch weiter auszuführen, und speziell die parasitischen Amoeben noch genauer zu untersuchen, da er besonders über die Entamoeba histolytica mehr Klarheit gewinnen wollte, und er außerdem gefunden hatte, daß es noch mehr pathogene Arten gibt. In seinem Nachlasse fanden sich nun leider gerade über parasitische Amoeben nur Bleistiftskizzen, die für eine Publikation nicht geeignet waren, so daß diese Untersuchungen von neuem aufgenommen werden müssen. Dagegen war von Chlamydophrys eine große Anzahl zur Publikation vorbereiteter Zeichnungen vorhanden, die den größten Teil der in seiner vorläufigen Mitteilung angegebenen Entwicklung dieser Thecamoebe illustrierten. Auch von Centropyxis fand sich eine Anzahl Zeichnungen, die sich auf die Kern- und Zellteilung beziehen. Im folgenden sollen diese Abbildungen mit kurzem, erläuterndem Text zur Veröffentlichung kommen.

I. Chlamydophrys stercorea (Cienk.).

(Tafel XXIV, XXV und XXVI, Fig. 43—61.)

Bau.

Der Plasmaleib von Chlamydophrys zeigt eine ähnliche zonale Gliederung wie bei Euglypha und Centropyxis. Die hintere Hälfte der beutelförmigen Schale enthält den Zellkern und sehr feinwabiges Protoplasma, das mit Chromidien erfüllt ist (Chromidialplasma). Das Chromidialplasma ist sehr fein und dicht strukturiert und schärfer als bei Centropyxis gegen das übrige Protoplasma abgesondert (Taf. XXIV, Fig. 1). Es umhüllt den Kern ringsum, erscheint am lebenden Tiere ganz hyalin, aber stärker lichtbrechend als alles übrige. Im fixierten Objekt nimmt es mit Chromatinfarbstoffen eine tiefdunkle Färbung an (Taf. XXVI, Fig. 48, 50—55, 62). Die Abgrenzung gegen den vorderen, der Nahrungsaufnahme und Verdauung dienenden Teil des Plasmas, bildet eine Zone, in der die Exkrete, Schalensubstanzanlagen für die Tochtertiere und pulsierenden Vacuolen (eine bis mehrere) liegen. Diese Zone grenzt vermöge der stark lichtbrechenden Exkretkörner den Kernteil von dem nutritiven Plasma so scharf ab, wie man es nur bei wenigen anderen Arten sieht. Das vordere Plasma enthält die Nahrungsvacuolen mit der aufgenommenen Nahrung und viel Flüssigkeit; es erscheint daher grob vacuolisiert. Aus der

[1]) Herausgegeben von M. Hartmann, Berlin (Institut f. Infektionskrankheiten).

mehr oder weniger halsartig vorgezogenen Mündung werden die spitzen verästelten Pseudopodien ausgestreckt, oft entstehen sie erst von einem herausgetretenen Plasmapfropfen. Derselbe ist im äußersten Teile homogen und zwischen den filosen Pseudopodien meist schwimmhautartig ausgespannt (Taf. XXIV, Fig. 1). Der, wie oben beschrieben, im hinteren Teile der Schale liegende Kern ist kuglig, bläschenförmig und gegen das Chromidialplasma durch eine deutliche Membran abgegrenzt. Er enthält stets ein großes Karyosom, das aus Plastin und Chromatin besteht und in dem öfters eine oder mehrere Vacuolen zu sehen sind (Taf. XXVI, Fig. 44—48). Vor der Kernteilung ist das Karyosom stark vergrößert, läßt einen maschigen Bau mit Einlagerung von dicken, chromatischen Körnern erkennen (Taf. XXVI, Fig. 49). Um das Karyosom herum findet sich ein Linin-Alveolarwerk von wechselnder Maschengröße (Taf. XXVI, Fig. 44—47), in das Chromatin unregelmäßig in Form von größeren Brocken (Taf. XXVI, Fig. 44—45) oder gleichmäßig in größeren oder kleineren Körnern (Taf. XXVI, Fig. 46—49) verteilt ist. Die verschiedenartige Anordnung und Größe der chromatischen Kernelemente (Karyosom, Chromatin des Außenkerns) sind der Ausdruck von cyklischen Veränderungen, die sich hier wie bei so vielen anderen Rhizopoden abspielen (Trichosphaerium, Entamoeba tetragena u. a.).

Agametische Vermehrung.

Die agametische Vermehrung vollzieht sich durch die sogenannte Knospungsteilung, wie bei anderen Testaceen, eine Fortpflanzungsart, bei der die Eigenschaften der Knospung und Teilung vereinigt sind und bei der ein der Mutter ähnliches Tochterindividuum an der Mündung der Mutterschale entsteht. Die Anlage der neuen Tochterschale und des neuen Körpers durch Knospung und die Teilung des Kerns vollziehen sich bei Chlamydophrys Hand in Hand. Zunächst seien die Vorgänge am Plasma, also die Entstehung des neuen Tieres durch Knospung geschildert.

Der Knospungsvorgang beginnt damit, daß die Pseudopodien eingezogen werden und das Plasma unter starker Flüssigkeitsaufnahme aus der Mündung der Schale herausquillt und sogleich die für das Muttertier charakteristische Gestalt in umgekehrter Lage einnimmt (Taf. XXIV, Fig. 2—10). An der Oberfläche der hervorgeknospeten Plasmamasse bilden sich regelmäßige pseudopodienartige Protuberanzen, die mit der Bildung der neuen Schale im Zusammenhang stehen (Taf. XXIV, Fig. 3—8). Die Neuanlage ist zunächst ganz mit Nahrungsplasma ausgefüllt (Taf. XXIV, Fig. 3—7). Dann wandert einer der inzwischen gebildeten Tochterkerne mit der Hälfte des sich gleichzeitig teilenden Chromidialplasma in die Neuanlage, wobei auch ein Teil der Exkretkörner mit hinüberwandert. Die Protuberanzen verschwinden nun, die neue Schale wird ganz glatt und gewinnt dadurch das für die Art charakteristische Aussehen (Taf. XXIV, Fig. 9 u. 10). Kern und Chromidialplasma rücken dann ganz in den hinteren Teil des neuen Tieres, die Exkretkörner stellen sich an die Grenze von Nahrungs- und Chromidialplasma (Taf. XXIV, Fig. 10). Dann treten an den Schalenöffnungen neue Pseudopodien hervor und die neuen Tiere rücken auseinander (Taf. XXIV, Fig. 11). Die sie verbindende Ektoplamamasse reißt schließlich durch und der Vermehrungsprozeß ist damit beendet.

Bei der Kernteilung, die, wie oben erwähnt, gleich zu Beginn des Knospungsvorganges einsetzt, ist das Karyosom stark vergrößert und enthält viele Vacuolen oder es weist direkt einen wabigen Bau auf (Taf. XXVI, Fig. 49). Das übrige Chromatin ist in dem Linin gleichmäßig in feinen Körnchen verteilt. Das Karyosom streckt sich in die Länge und nimmt zunächst die Form eines Rotationsellipsoides, später eine deutliche Spindelform an. Schon im Ellipsoidstadium sind in der Nähe der Pole im Leben zwei stärker lichtbrechende Körnchen zu beobachten, die

Centriole darstellen (Taf. XXIV, Fig. 2). Bei den Spindelstadien liegen sie direkt an den Polspitzen und sind sowohl im Leben (Taf. XXIV, Fig. 3—7), wie im gefärbten Präparate (Taf. XXVI, Fig. 51—56, besonders deutlich Taf. XXVI, Fig. 52—56) zu sehen. Das Karyosom zeigt im Spindelstadium grobmaschigen Bau mit starker Imprägnierung der Wabenwände mit Chromatin, die Waben sind in parallelen Längsreihen angeordnet (Taf. XXVI, Fig. 51—53).

Schon zu Beginn der Längsstreckung des Karyosoms haben sich die feinverteilten Chromatinfädchen, die vielfach miteinander zusammenzuhängen scheinen, vereinigt. Dann sammeln sie sich um die Karyosomspindel in einer Äquatorialplatte an (Taf. XXVI, Fig. 51 u. 52). Auch die Wabenwände der Karyosomspindel des Lininwerkes ordnen sich nun parallel an und orientieren sich nach den Centriolen (Taf. XXVI, Fig. 52). Dadurch entstehen direkt zwei ineinandergeschachtelte Spindelfiguren, indem die Karyosomspindel in die eigentliche Mitosefigur des Kerns eingeschachtelt ist (Taf. XXVI, Fig. 51 u. folg.). Die Äquatorialplatte teilt sich dann in 2 Tochterplatten (Taf. XXIV, Fig. 4, 5 u. Taf. XXVI, Fig. 53), die nach den Polen wandern. Erst in diesem Stadium streckt sich der bis dahin kuglige Kern in die Länge (Taf. XXIV, Fig. 5, 6 u. Taf. XXVI, Fig. 54, 55) und beginnt sich sogleich in der Mitte einzuschnüren (Taf. XXIV, Fig. 5, 6). Die Tochterplatten verbacken hierauf an den Polen der Karyosomspindel zu dichten spongiösen Chromatinmassen, die dem Karyosom kappenartig aufsitzen (Taf. XXVI, Fig. 56). Nun beginnt sich auch die Karyosomspindel in der Mitte einzubuchten (Taf. XXVI, Fig. 57), die Spindelpole runden sich ab (Taf. XXVI, Fig. 57), rücken weiter auseinander und Karyosom samt dem es umgebenden Lininwerke schnürt sich hantelförmig durch (Taf. XXIV, Fig. 7 u. Taf. XXVI, Fig. 58). Das Centriol liegt dabei in der Mitte des Karyosoms (Taf. XXVI, Fig. 57). Nach der Teilung bewahren die Tochterkerne noch lange Zeit eine auffallende Struktur. In dem Lininwerke liegen nämlich an einem Ende, und zwar stets nach der Seite der stattgefundenen Kernteilung, das große kugligwabige Karyosom, während auf der entgegengesetzten Seite die spongiöse Masse des aus den Chromosomen entstandenen Chromatins aufsitzt (Taf. XXVI, Fig. 59 u. Taf. XXIV, Fig. 8—11). Erst lange nachdem sich die Tochterkerne voneinander getrennt haben, umwächst dieses Außenchromatin das Karyosom und zerstreut sich wieder in Form von Brocken oder Körnern im Liningerüst des Kerns.

Das Chromidialplasma bleibt als geschlossene Hohlkugel um den sich teilenden Kern bestehen und teilt sich beim Auseinanderrücken der Tochterkerne nach beutelförmiger Einschnürung in 2 gleiche Teile (Taf. XXIV, Fig. 5 u. 9).

Encystierung.

Bei der Encystierung der vegetativen Form entledigt sich der Weichkörper aller überflüssigen Inhaltsgebilde (Nahrungsstoffe, Faeces, Exkrete, Wasser usw.), kontrahiert sich im Fundus der Schale zu einer Kugel und umgibt sich mit einer Cystenhülle. Fig. 12, Taf. XXIV zeigt diesen Vorgang nach dem lebenden Objekt.

Gametogonie.

Auch bei der Gametenbildung werden alle Fremdkörper aus dem Körper der Zelle ausgestoßen. Fig. 13, Taf. XXIV zeigt ein Tier, das sich gerade des Nahrungsplasma samt Fremdkörper usw. entledigt und das vermutlich ein Geschlechtstier und nicht ein sich encystierendes, vegetatives Individuum ist. Den Vorgang der Gametenbildung beschrieb Schaudinn selbst folgendermaßen:

„Alle Fremdkörper und auch der degenerierte Zellkern werden ausgestoßen, und im Hintergrunde der Schale bleibt nur die Chromidialmasse mit wenig Plasma zurück und ballt sich zu einer Kugel zusammen (Taf. XXIV, Fig. 13). In dem ungeteilten Plasma differenzieren sich aus dem dichten Chromidium die Geschlechtskerne in geringer Zahl [meist werden 8 beobachtet (Fig. 14)]. Bei der Dichtigkeit der Chromidialmasse vermag ich über die Art der Bildung dieser Kerne nichts Sicheres auszusagen. Im Leben ist die Masse so stark lichtbrechend, daß man keine deutlichen Differenzierungen erkennt; im gefärbten Präparat sieht man wohl mancherlei, doch wage ich vor der Hand keine Deutung. Sicher ist nur, daß dann unter Aufhellung des Plasmas die Kerne plötzlich da sind, während vorher eine einheitliche Masse vorhanden war. Erst dann zerfällt die Plasmakugel innerhalb der Schale in so viel Teilstücke als Kerne vorhanden sind (Taf. XXIV, Fig. 15). Diese anfangs kugligen Zellen nehmen ovale Gestalt an und entwickeln an einem Pole zwei Geißeln, mit deren Hilfe sie aus der Schale schwärmen (Taf. XXIV, Fig. 16). Diese Schwärmer, die in Kulturen meist von vielen Tieren gleichzeitig gebildet wurden, stellen die Gameten dar.“ Die Kerne der Gameten zeigen gleichmäßig verteilte Chromatinkörner und besitzen kein deutliches Karyosom (Taf. XXIV, Fig. 14—16 u. Taf. XXVI, Fig. 60, 61). Die beiden sehr langen Geißeln entspringen von einem großen deutlichen Basalkorn (Taf. XXVI, Fig. 16 u. 61).

Je zwei aus verschiedenen Schalen stammende Gameten kopulieren, indem sie sich erst mit den Geißelenden (Taf. XXV, Fig. 17), dann seitlich aneinanderlegen (Taf. XXV, Fig. 18), worauf die beiden Plasmakörper verschmelzen und sich abkugeln (Taf. XXV, Fig. 19 u. 20). Dabei werden die Geißeln abgeworfen (Taf. XXV, Fig. 19), während die Basalkörper miteinander zu verschmelzen scheinen (Taf. XXV, Fig. 20). Die Zygote scheidet hierauf eine dicke, braune Cystenmembran ab (Taf. XXV, Fig. 21) und erst jetzt verschmelzen auch die Kerne (Taf. XXV, Fig. 22 u. 23).

Wie Schaudinn in seiner vorläufigen Mitteilung durch Versuche bewiesen hat, müssen diese Cystozygoten den Darm des Menschen oder eines anderen Tieres passieren, wo sie entweder im Darm oder erst in den Faeces platzen, und kleine, nackte Amoeben von dem typischen Bau der Chlamydophrys heraustreten. Die Figuren 24—26 auf Taf. XXV beziehen sich offenbar auf diesen Vorgang. Gewöhnlich erst in den Faeces umhüllen sich hierauf die Amoeben mit der charakteristischen Chlamydophrysschale (Taf. XXV, Fig. 27).

Plasmogamie und atypische Vermehrung.

Die Plasmogamie ist bei Chlamydophrys noch häufiger zu beobachten als bei Centropyxis und anderen Testaceen. Man findet dabei zwei und mehr Tiere mit ihren Mündungen aneinandergelagert in plasmogamischer Verbindung. Nicht selten kommt es zur Bildung großer Kolonien von 20 und mehr Individuen. Besonderes Interesse beanspruchen nun die Teilungen solcher plasmogamisch vereinigter Tiere, die zu einer Fülle von Monstrositäten und Doppelbildungen führen. In seiner vorläufigen Mitteilung hat Schaudinn einige Modifikationen der Entstehung solcher abnormer Formen für Centropyxis geschildert, worauf hier verwiesen sei (s. S. 501). Bei Chlamydophrys kommt sogar die Entstehung 8- bis 12kerniger Riesenindividuen vor, bei denen dann alle Kerne in einem Riesenkern zusammenflossen. Die Fig. 28—42 auf Taf. XXV zeigen eine Anzahl von diesen abnormen plasmogamischen Formen. Fig. 28, 29 stellen Gruppen von plasmogamisch verbundenen Individuen dar; ein Teil der Individuen hat 2 und mehr Kerne, teilweise auch Kerne mit 2 Karyosomen, die durch Verschmelzung zweier Kerne hervorgegangen sind. Die Tiere mit 2 und 4 resp. verschmolzenen Kernen sind Individuen, die aus der gleichzeitigen Knospungsteilung von 2 und mehr plasmogamisch verbundenen Tieren entstanden sind, wie das

Schaudinn für Centropyxis näher geschildert hat. In den Fig. 30—34 auf Taf. XXV sind verschiedene derartige Doppelbildungen wiedergegeben. Fig. 35 und 36 zeigen wahrscheinlich die Teilung eines Doppeltieres. Fig. 37 stellt eine Drillingsbildung dar mit zwei gegenüberliegenden Mundöffnungen und einem aus mindestens drei Einzelkernen verschmolzenem Kern, was aus der Anzahl der Karyosome hervorgeht. In Fig. 38 ist ein Monstrum wiedergegeben, das 3 Mundöffnungen besitzt und wie die Schalenanordnungen und Kerne beweisen, offenbar aus 5 Anlagen entstanden ist. Tiere mit einer Mundöffnung, die aus 4, 5 bis 6, ca. 10 einzelnen Individuen verschmolzen sind, zeigen die Figuren 39—41. Diese häufig zu beobachtende Kernverschmelzung hat ebensowenig wie die Plasmogamie etwas mit der Befruchtung zu tun, was der oben geschilderte sichere Befruchtungsvorgang zeigt. „Wenn man die Befruchtung nur als Verschmelzung zweier Kerne und Plasmakörper definiert, so scheint der geschilderte Vorgang darauf hinzudeuten, daß diese Definition nicht das Wesentliche dieses Vorganges bezeichnet."

Durch eine Art multipler Teilung können die großen, vielkernigen Individuen in so viel kleine Amoebenformen zerfallen, als Kerne vorhanden sind, wie Fig. 42, Taf. XXV zeigt.

Diese atypischen Knospungs- und Teilungsvorgänge finden sich auch bei den schalenlosen Amoebenformen im Darme eines Wirbeltieres. Dies kommt dann bei pathologisch verändertem Zustande des Dickdarmes anormalerweise die nach Platzen der Cystozygote freiwerdenden Amoebenstadien im Darm bleiben, die Schalenbildung unterlassen und sich dort vermehren. „Diese Stadien sind aber einer normalen Entwicklung nicht mehr fähig. Nach einer kurzen Vermehrungsperiode geht die ganze Brut unter Degenerationserscheinungen zugrunde." Solche Stadien stellt der von Schaudinn früher als Leydenia gemmipara beschriebene Commensale der Ascitesflüssigkeit dar.

II. Centropyxis aculeata (Ehrb.) Stein.

(Tafel XXVI, Fig. 11—39 und Tafel XXVII, Fig. 1—10.)

Von diesem Rhizopoden, dessen interessanten Entwicklungskreis Schaudinn in seiner vorläufigen Mitteilung ausführlich geschildert hatte, befanden sich in seinem Nachlasse leider nur von der Knospungsteilung sowie der Kernteilung publikationsfähige Abbildungen. Den Vorgang der Knospungsteilung zeigen die Fig. 1—10 auf Taf. XXVII nach fixierten und gefärbten Präparaten. Bezüglich des Baues und der Kernverhältnisse von Centropyxis sei auf die in der vorläufigen Mitteilung auf S. 501 gegebene Schilderung verwiesen.

Der Knospungsvorgang beginnt in derselben Weise wie bei Chlamydophris damit, daß das Plasma unter starker Flüssigkeitsaufnahme aus der Mündung der Schale herausquillt und sogleich die für das Muttertier charakteristische Gestalt nur in umgekehrter Lage annimmt. Hierbei zieht sich der in der Schale verbleibende Teil des Plasma, der den Kern und das Chromidium enthält, vom Hintergrunde und der Schalenwand allseitig zurück und berührt letztere nur an der Mündung. Die Mutterschale ist hierdurch zur Hälfte leer geworden (Taf. XXVII, Fig. 1 u. folg.). Bei der lebhaften Plasmaströmung werden von dem Chromidium kleinere und größere Partikel losgetrennt und in den herausgequollenen Teil des Weichkörpers gestreut (Taf. XXVII, Fig. 1—5). Die Baumaterialien und Kittsubstanztröpfchen werden ebenfalls verteilt und ihr anfangs dichtes Gefüge (Fig. 1) stark aufgelockert (Fig. 2). Allmählich sammeln sie sich auf der Oberfläche des herausgequollenen Plasmakörpers an. Die Fremdkörper ordnen sich in einer Lage und werden mit der Kittsubstanz zu einer der Mutterschale ähnlichen Schale verklebt. Auch die charakteristischen Stacheln am Hinterende werden durch Abscheidung von

Schalensubstanz und pseudopodienähnlichen Plasmafortsätzen sofort gebildet (Taf. XXVII, Fig. 4). Der in der Mutterschale zurückgebliebene Plasmapfropf hat sich immer mehr verdichtet. Die Chromidialmasse umgibt als dicke Hohlkugel den noch im Ruhestadium befindlichen Kern (Fig. 2). Erst nachdem die Tochterschale ganz fertiggestellt ist und das in derselben befindliche Plasma sich von der neuen Schalenwand zurückgezogen hat, tritt eine Vergrößerung des Plasmapfropfes in der Mutterschale ein, er zieht sich wieder mehr in die alte Schale zurück (Taf. XXVII, Fig. 5 u. folg.). Erst jetzt beginnen die Kernveränderungen, die zur Teilung führen, die aber erst nachher genauer geschildert werden sollen. „Ebenso wie der Kern lockert sich auch die Chromidialmasse stark auf und zerfällt in immer kleinere Fetzen und Brocken, die allmählich während der Kernteilungsvorgänge durch das ganze Plasma verteilt werden (Taf. XXVII, Fig. 3—7). Wenn die Tochterkerne auseinanderrücken, steigert sich die Plasmaströmung zwischen den an der Mündung der beiden Schalen zusammenhängenden und hier hantelförmig eingeschnürten Plasmahälften so stark, daß die Chromidien ganz verteilt werden und gleichmäßig beide Plasmahälften als faserig körnige Massen durchsetzen (Taf. XXVII, Fig. 6 u. 7). Während dieser Strömungen findet ein Ausgleich der Plasmamenge in beiden Schalen statt. Der eine Kern tritt in die Tochterschale, in der er bald seine Lage im Fundus des Gehäuses einnimmt, ebenso begibt sich der Kern in der Mutterschale an die entsprechende Stelle (Taf. XXVII, Fig. 6). Die Chromidien, die durch das ganze Plasma gleichmäßig verteilt waren, sammeln sich um die beiden Kerne in gleichen Massen an, indem sie sich aus dem übrigen Plasma zurückziehen und vereinigen sich zu den korbartig durchbrochenen die Kerne umhüllenden Schalen (Taf. XXVII, Fig. 8—10). Die Plasmaleiber trennen sich an den aufeinander gepreßten Mündungen und die Tiere rücken auseinander.“

„Zahlreiche Messungen der Gehäuse in Teilung befindlicher Doppeltiere haben mir bewiesen, daß die Tochterschale größer angelegt wird als die Mutterschale.“ Dasselbe zeigen auch die Fig. 1—10 auf Taf. XXVII.

Es erübrigt noch die genaue Schilderung der Kernteilung. Der ruhende Kern weist eine doppelt konturierte Membran auf und besitzt eine recht mannigfaltige Struktur. Vor der Teilung ist meist das Kernnetz von kleinen Nucleolen, die aus Plastin und Chromatin bestehen, gleichmäßig und dicht erfüllt (Taf. XXVI, Fig. 11). Bei der Auflockerung des dichten Plasmapfropfes nach Ausbildung der Tochterschale nimmt auch der Kern viel Flüssigkeit auf. Er vergrößert sich auf das Doppelte (Taf. XXVI, Fig. 12—15). Die Nucleolen, die anfangs sich stark vergrößert hatten (Fig. 12—15) geben feine Chromatinkörnchen ab, die sich gleichmäßig in den Knotenpunkten des Lininnetzes verteilen und verschwinden allmählich ganz (Taf. XXVI, Fig. 15 u. 16). Dafür bemerkt man im Zentrum des Kernes ein von einer kleinen Strahlung umgebenes Centrosom (Taf. XXVI, Fig. 17). Nun erfolgt eine ähnliche Spindelbildung wie sie Schewiakoff bei Euglypha beschrieben hat. Das Centrosom teilt sich hantelförmig (Fig. 18), rückt an die gegenüberliegenden Pole (Fig. 19 u. 20) bis zur Kernmembran. Hierauf entsteht die rein nucleare Spindel, an deren Pole die Centrosomen im Protoplasma eine deutliche Strahlung auslösen (Taf. XXVI, Fig. 20 u. folg.). Die Chromatinkörner ordnen sich in der Längsachse der Spindel auf den sog. Spindelfasern (parallel gerichtete Lininwände) zu längsgestellten Chromosomen (Fig. 21), die sich danach zusammenziehen und eine gut ausgebildete Äquatorialplatte bilden (Fig. 22 u. 23); durch deren Spaltung entstehen dann zwei Tochterplatten (Fig. 24), die unter gleichzeitiger Streckung der Spindel an die Pole rücken (Fig. 25—27). Die Kernspindel schnürt sich dann in der Mitte ein, während die Chromosomen der Tochterplatten die Centrosomen umwachsen. Dadurch entstehen die neuen Tochterkerne. Die Fig. 29—33 auf Taf. XXVI machen den Vorgang deutlicher als es eine lange Beschreibung vermag.

In den Tochterkernen entstehen durch Auflösung der Chromosomen wieder gleichmäßig verteilte Chromatinkörnchen (Taf. XXVI, Fig. 34—36), später ballen sich dieselben wieder zu größeren nucleolenartigen Körperchen zusammen (Taf. XXVI, Fig. 37—39), wodurch wieder das Ausgangsstadium eines ruhenden Kernes erreicht ist.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Chlamydophrys stercorea (nach dem Leben).

Fig. 1. Vegetatives Individuum.
Fig. 2—11. Knospungsteilung.
Fig. 12 u. 13. Vegetative Cyste oder Gametogonie-Cyste.
Fig. 14. Ende der Kernvermehrung in der Gametogonie-Cyste.
Fig. 15 u. 16. Zerfall in Gameten und Ausschwärmen derselben.

Tafel XXV.

Chlamydophrys stercorea (nach dem Leben).

Fig. 17—20. Kopulation der Gameten.
Fig. 21—24. Zygoten.
Fig. 25—27. Keimung derselben.
Fig. 28—29. Plasmogamie von teils mehrkernigen Individuen.
Fig. 30 u. 31. Plasmogamie zweier Tiere unter Kernverschmelzung.
Fig. 32. Knospungsteilung des Kerns.
Fig 33—36. Anormale Teile eines plasmogamierten Doppeltieres.
Fig. 37. Plasmogamiertes Tier mit 2 Mundöffnungen und Kern mit 3 Karyosomen (aus mindestens 3 Individuen entstanden).
Fig. 38—41. Weitere monströse durch Plasmogamie entstandene Tiere.
Fig. 42. Zerfall eines solchen Tieres in so viele kleine Amoeben als Kerne vorhanden sind.

Tafel XXVI.

Fig. 43—61. Chlamydophrys nach fixierten und gefärbten Präparaten.
Fig. 43 gehört zu Fig. 59, siehe daselbst.
Fig. 44—49. Vegetative Kernveränderungen.
Fig. 50—58. Aufeinanderfolgende Stadien der Kernteilung.
Fig. 59 (u. 43). Die 2 Tochterkerne direkt nach der Teilung, Karyosom und Außenkern nah nebeneinander.
Fig. 60. Gametenbildung.
Fig. 61. Freier Gamet mit Geißeln.
Fig. 62. Amoeboides nacktes Individuum.

Fig. 11—39. Centropyxis.
Fig. 11—16. Vegetative Kernveränderungen.
Fig. 17—32. Aufeinanderfolgende Stadien der Kernteilung.
Fig. 33—39. Rekonstruktion der Tochterkerne.

Tafel XXVII.

Centropyxis.

Fig. 1—10. Aufeinanderfolgende Stadien der Knospungsteilung.

Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete.

Hierzu 20 Textfiguren.

Bekanntlich nahm die neuere Haemosporidienforschung, die in der Entdeckung des Generations- und Wirtswechsels der menschlichen Malariaparasiten ihren derzeit höchsten Stand erreicht haben dürfte, ihren Ausgang von der Untersuchung der Vogelblutparasiten. Die Arbeit von MacCallum über Halteridium und Roß über Proteosoma bezeichnen den Anfang der neuen Ära der Malariaforschung.

Von den Gattungen der einzelligen Blutparasiten dürften zurzeit die Vertreter des Genus Plasmodium, zu dem ich auch das Proteosoma der Vögel rechne, am genauesten erforscht sein, sowohl bezüglich der Morphologie und Physiologie als der Entwicklungsgeschichte. Von den Proteosomen der Vögel und den Plasmodien des Menschen kennt man jetzt die wichtigsten Etappen des Zeugungskreises, wenn wir auch noch weit von einem vollständigen Verständnis der gesamten Lebensgeschichte dieser Formen entfernt sind. Neue Anregungen dürfte hier erst die Kenntnis der andern mehr oder weniger nah verwandten Blutparasiten geben, deren Erforschung aber noch sehr weit zurück ist. Das Bestreben der weiteren Haemosporidienforschung muß zunächst sein, das Studium der anderen Arten wie der Vertreter der Gattungen Haemoproteus (= Halteridium), Trypanosoma, Piroplasma, Karyolysus, der Leucocytozoen, Spirochaeten usw. soweit zu fördern, daß sie zum Vergleich mit den besser bekannten Angehörigen der Gattung Plasmodium herangezogen werden können. Von dieser vergleichenden Forschung verspreche ich mir die meiste Anregung für den weiteren Ausbau des für die Biologie wie Medizin gleich wichtigen Forschungsgebietes über die Blutschmarotzer. Die gleichzeitige Inangriffnahme des Studiums der verschiedenen Formen dürfte am schnellsten zu diesem Ziele führen. Aus diesem Grunde habe ich seit Jahren nicht nur die Parasiten der Säugetiere, sondern auch die der Vögel und Kaltblüter in Bearbeitung genommen und hoffe so allmählich, mit Hilfe meiner Mitarbeiter, eine gewisse Übersicht der Entwicklungsvariationen bei den Haemosporidien zu erhalten.

Die für den Menschen in praktischer Hinsicht wichtigste Gattung von Blutschmarotzern nächst dem Genus Plasmodium ist Trypanosoma, da wie bekannt, Vertreter dieser Gruppe als Krankheitserreger beim Menschen selbst und bei seinen wichtigsten Haustieren eine Rolle spielen.

Wie bei der Malariaforschung scheint mir auch für das erste Studium des Trypanosomenproblems das günstigste Objekt der Vogel zu sein. Seine geringe Größe und die leichte Behandlung in der Gefangenschaft eignen ihn besser für experimentelle Untersuchungen als die

Säugetiere. Hinzu kommt, daß über die Trypanosomen der Vögel bereits grundlegende Arbeiten vorliegen, die das Eindringen in das Objekt erleichtern. Ich meine die glänzenden Untersuchungen eines der hervorragendsten Haemosporidienforscher, Danilewskys, die er hauptsächlich in seiner „Parasitologie comparée du sang I., Kharkoff 1899" zusammengefaßt und niedergelegt hat. Danilewsky hat die Trypanosomen der Vögel in diesem Werke so eingehend beschrieben, daß es verwunderlich erscheint, warum niemand seither diese Untersuchungen wieder aufgenommen hat. Ebensowenig hat meines Wissens außer Sacharoff irgendein neuerer Forscher von den Anregungen Gebrauch gemacht, die Danilewsky bezüglich der Spirochaete, des Erregers des Rückfallfiebers, bei seinen Haemosporidienstudien gibt. Meine Untersuchungen werden zeigen, daß Danilewsky und sein Nachfolger Sacharoff viele Entwicklungsstadien der Trypanosomen und der ihnen nächst verwandten Spirochaeten, soweit sie im Vogelblut leben, schon richtig beobachtet haben und daß ihnen nur die Kombination der Entwicklungsreihen nicht gelungen ist. In meiner ausführlichen Arbeit hoffe ich den Studien dieser beiden Autoren über dieses Thema in eingehender Weise gerecht zu werden; an dieser Stelle muß ich mich der Kürze halber mit dieser Erklärung begnügen.

Die direkte Anregung, mich mit den von Danilewsky entdeckten Parasiten des Vogelblutes zu beschäftigen, gab mir die Arbeit von Ziemann[1]), der eine der Formen, das sogenannte Leucocytozoon beim Steinkauz wiederfand und ohne Kenntnis der großen Monographie Danilewskys genauer studierte. Seine Untersuchungen ergänzten besonders bezüglich der Kernverhältnisse die Arbeiten Danilewskys und Sacharoffs. Persönliche Unterhaltungen mit Herrn Dr. Ziemann und die Demonstration seiner Präparate gaben mir Veranlassung, diese Leucocytozoen selbst zu bearbeiten und vor allem die Originalarbeiten Danilewskys zu Rate zu ziehen. Eine Reihe schöner Präparate erhielt ich ferner von Herrn Dr. Ziemann selbst zur Benutzung. Es ist mir eine besonders angenehme Pflicht, diesem eifrigen Haemosporidienforscher auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für die gewährte Unterstützung auszusprechen.

Das Material für die experimentelle Untersuchung des Generationswechsels der Trypanosomen und Spirochaeten lieferte eine größere Anzahl von Steinkäuzen (Athene noctua), die teils hier in Rovigno gefangen, teils von Vogelhändlern bezogen waren. Zum Vergleich wurde auch eine Anzahl anderer Vögel, teils in Berlin, teils in Rovigno untersucht; über die Beobachtungen an diesen kann ich, da sie noch nicht abgeschlossen sind, erst in der ausführlichen Arbeit berichten. Das Folgende bezieht sich daher nur auf die Parasiten des Steinkauzes.

Im Blut der Athene noctua finden sich außer Proteosomen, deren Entwicklung in Culex pipiens in derselben Weise wie bei denen des Sperlings erfolgt, sehr häufig Halteridien und die von Danilewsky entdeckten, von Ziemann genauer beschriebenen Leucocytozoen. Auf die Proteosomen gehe ich in dieser Mitteilung nicht näher ein. Die Halteridien erwiesen sich durch meine Untersuchungen als die Geschlechtsstadien eines Trypanosoma, das in der gemeinen Stechmücke, Culex pipiens, sich vermehrt, um nach einer komplizierten Wanderung durch den Körper der Mücke mit dem Stich der letzteren wieder in das Blut der Eule zu gelangen und sich dort nach einer Periode der asexuellen Vermehrung in die bekannten männlichen und weiblichen Halteridien zu verwandeln. Das Halteridium des Steinkauzes ist von Celli und San Felice[2]) 1891 als besondere Art unter dem Namen Haemoproteus noctuae beschrieben worden.

---

[1]) Ziemann, H., Über Malaria- und andere Blutparasiten nebst Anhang: Eine wirksame Methode der Chromatin- und Blutfärbung. Jena (Gustav Fischer) 1895.

[2]) Vgl. Celli und San Felice, Über die Parasiten des roten Blutkörperchens im Menschen und in Tieren, in: Fortschritte der Medizin, 1891, Nr. 12—14.

Da es nur ein Stadium eines Trypanosoma ist, muß die Art den prioritätsrechtlich älteren Namen Trypanosoma noctuae (Celli und San Felice) führen. Ob dies für alle Angehörigen der früher Halteridium, jetzt Haemoproteus genannten Gattung gilt, müssen erst weitere Forschungen lehren. Ich muß die Diskussion dieser Prioritätsfragen auf die ausführliche Arbeit verschieben, da mir hier in Rovigno die nötige Literatur fehlt.

Das sogenannte Leucocytozoon des Steinkauzes hat Laveran vor kurzem als echte Haemamoeba erkannt[1]) (Haemamoeba wäre synonym zu Plasmodium) und mit dem Speziesnamen Haemamoeba Ziemanni belegt. Meine Untersuchungen haben ergeben, daß auch diese Form von Culex pipiens übertragen wird. Im Darm der Mücke erfolgt wie bei Halteridium die Befruchtung. Der riesige Ookinet rundet sich ab und produziert auf asexuelle Weise im Darm der Mücke eine enorme Zahl von trypanosomenähnlichen Sprößlingen, die sich in echte Spirochaeten verwandeln. Die Spirochaeten, die also nicht Bakterien sondern Flagellaten sind[2]), wandern in die Malpighischen Schläuche ein und vermehren sich hier in der für Spirochaete und Trypanosoma charakteristischen Weise durch Längsteilung weiter. Nach der Überschwemmung dieser Organe gelangen sie in das Lacunom und von hier in den vordersten Teil des Ösophagus, von wo sie beim Stich in das Blut des ersten Wirts, der Eule entleert werden. Nach einer ungeschlechtlichen Vermehrungsperiode im Blut in der Spirochaetegestalt werden die großen Gameten produziert. Außer diesem direkten Wege durch den Mückenkörper können sowohl die Spirochaeten als die Halteridien-Trypanosomen unter gewissen Bedingungen in die Ovarien der Mücken gelangen und dort eine Infektion der nächsten Mückengeneration bewerkstelligen. Das Leucocytozoon des Steinkauzes muß nach den zoologischen Nomenklaturgesetzen nunmehr den Namen Spirochaete ziemanni (Laveran) führen.

In dieser vorläufigen Mitteilung kann ich weder die cytologischen, äußerst interessanten Details dieser Parasiten geben noch auf die Literatur eingehen, sondern nur eine kurze Übersicht meiner entwicklungsgeschichtlichen Resultate in Form eines Zeugungskreises zusammenstellen. Die Untersuchungsmethoden waren größtenteils dieselben, die bei meinen bisherigen Rhizopoden- und Sporozoenstudien in Anwendung kamen. Die Zucht der Mücken, die Art der Infektion, die Blutuntersuchung usw. erfolgte in derselben Weise wie bei meinen Malariastudien.

I. Der Zeugungskreis von Trypanosoma noctuae (Celli und San Felice).

Die weiblichen und männlichen Halteridiumstadien im Blut der Eule entsprechen in ihrer Morphologie bis auf geringe Speziesunterschiede denen, welche durch die bahnbrechenden Untersuchungen von MacCallum[3]) bei der Krähe und dann durch andere Forscher auch bei anderen Vögeln bekannt geworden sind. Diese Stadien gelangen beim Stich in den Mitteldarm (Magen) von Culex pipiens und führen hier die Befruchtung in derselben Weise aus, wie dies MacCallum nach Beobachtungen unter dem Deckglase beschrieben hat; das heißt die blassen

---

[1]) Er schließt dies daraus, daß diese Form in männlichen und weiblichen Gameten auftritt, die beim Erkalten des Blutes die Befruchtung in derselben Weise wie die Angehörigen der Gattung Plasmodium und Halteridium ausführen. Vgl. Laveran, A., in: C. R. Soc. Biol. 1903, Bd. 55, S. 620.

[2]) Schon im Frühjahr 1902 hatte ich Herrn Dr. Ziemann in Berlin von meinen Beobachtungen über die Umwandlung seiner Leucocytozoen in Trypanosomen berichtet, daher hat er in einer vorläufigen Mitteilung (Archiv f. Schiffs- und Tropenhyg., Bd. VI, 1902, S. 389) bereits diese Formen als Trypanosoma bezeichnet.

[3]) Mac Callum, W. G., On the haematozoan infection of birds, in: Journ. exper. Med. Baltimore, vol. 3, 1899.

Mikrogametocyten, die durch grobes Pigment ausgezeichnet sind, produzieren die Mikrogameten, von denen einer in einen der dunkleren, mit feinerem Pigment versehenen Makrogameten eindringt. Der Makrogamet verwandelt sich in den Ookineten. Bis hierher war die Entwicklung von Halteridium bekannt. Ich beginne daher die Schilderung des Zeugungskreises mit dem würmchenartig beweglichen Stadium des Ookineten im Darm der Mücke. Das hyaline, etwas stärker lichtbrechende Vorderende des Würmchens führt bei der Bewegung durch das im Anfang des Zerfalls befindliche Blut im Mückendarm ziemlich lebhafte Gestaltsveränderungen aus, indem es sich bald spitz auszieht, bald stumpf abrundet. Hinter diesem Vorderende folgt meist eine Zone, die eine oder mehrere, größere oder kleinere, helle Vacuolen enthält, dann folgt das dichtere Plasma mit dem Kern und schließlich das mehr oder weniger stumpf abgerundete Hinterende mit dem Pigment. Die Bewegungen des Ookineten sind dieselben wie bei dem der Malariaparasiten, d. h. Knickbewegungen, peristaltische Kontraktionen und Vorwärtsgleiten mit Hilfe eines Gallertstiels, wie bei den Gregarinen. In diesem Zustande findet man die Parasiten je nach der Temperatur der Umgebung im Darm 8—36 Stunden nach dem Blutsaugen. Bekanntlich sondern sich kurze Zeit nach dem Saugen die festeren Bestandteile des Blutes im Darm der Mücke von den flüssigen, indem erstere etwa die hinteren drei Viertel, letztere das vordere Viertel des Mitteldarms einnehmen. Die Ookineten, die in den ersten Stunden nach dem Blutsaugen ziemlich gleichmäßig durch das Blut verteilt waren, sammeln sich allmählich mehr in dem vorderen, die flüssigen Bestandteile der Nahrung enthaltenden Abschnitte des Mitteldarms. Während ihrer Wanderung durch den Nahrungsbrei machen sie eine Reihe von Veränderungen durch, die zunächst darin bestehen, daß sie sich des überflüssigen Ballastes der Exkrete, besonders der Pigmentkörner entledigen. Dieselben werden, in gallertige Plasmaklumpen gehüllt, bei der Wanderung am Hinterende abgestoßen. Hierbei werden meist auch schon die bei der Befruchtung im Plasma verbliebenen Reduktionskerne entfernt, auf deren Entstehung ich später zurückkomme. Ferner erfolgt in dieser Periode die sehr langsam fortschreitende vollständige Vermischung der mütterlichen und väterlichen Kernteile zum Synkaryon. Wenn ich auch erst in der ausführlichen Arbeit auf die Details der Befruchtung eingehen kann, so sei hier doch zum Verständnis des Folgenden schon erwähnt, daß meine Untersuchungen der verschiedenen komplizierten Kernveränderungen dieser Parasiten ergeben haben, daß ihr Kern (resp. ihre Kerne) eine konstante Zahl von chromatischen Elementen oder Chromosomen aufweist, die normal acht beträgt. Vor der Befruchtung wird durch eine Reihe komplizierter Reifungsvorgänge unter Bildung von Vierergruppen, die dann bei den Reduktionsteilungen aufgeteilt werden, bei beiden Geschlechtern die Normalzahl der Chromosomen von 8 auf 4 reduziert. Wir finden dann im neu entstandenen Ookineten dicht nebeneinander 2 Gruppen von je 4 Chromosomen, die zusammen die für so viele Sporozoen schon beschriebene Befruchtungsspindel bilden. Neben dieser Spindel liegt dann noch ein komplizierter gebautes Gebilde, das ich zunächst mit dem indifferenten Namen Karyosom belegen will, ohne irgendwelche Homologisierungen zum Ausdruck zu bringen. Dasselbe enthält auf einem bestimmten Stadium außer einem zentralen, von einem hellen Hofe umgebenen Korn ebenfalls 8 Chromatingebilde, die von einer färberisch sich als plastinähnlich erweisenden Substanz zu einem kugligen Körper zusammengefügt werden. Dieses Karyosom rückt in die sich abrundende Kernspindel hinein und nimmt schließlich das Zentrum des kuglig gewordenen Synkaryon ein. Dieses in Fig. 1*a* schematisch dargestellte Stadium des Ookineten nehme ich als Ausgangspunkt für die Schilderung des Zeugungskreises.

Ein vergleichendes Studium der Ookineten in diesem Stadium ergibt, daß das erwähnte

Schema der Kernkornfiguration bei allen verwirklicht ist, daß aber die übrigen Struktureigentümlichkeiten des Plasmas und das Massenverhältnis desselben zum Kern sehr variabel sind. Wir finden große Ookineten mit relativ kleinem Kern, und kleine Ookineten mit großem Kern, finden das Plasma mehr oder weniger reich beladen mit Reservestoffen usw. Diese Variabilität dürfte bedingt sein durch einen großen Komplex von verschiedenen Faktoren, denn die Schicksale, welche die zur Befruchtung gelangten Zellen erfahren haben, sind sehr verschiedener Art, sowohl in physiologischer als ontologischer Hinsicht. Da gibt es besser und schlechter ernährte Weibchen und Männchen, ihrer Entstehung nach sind die einen jung, die anderen alt, ferner können die einen auf ungeschlechtliche Weise, durch einfache Teilung, die anderen durch Parthenogenese entstanden sein. Kurz ich habe die Überzeugung gewonnen, daß die Ursachen für die Variabilität der Keimzellen und damit für die Differenzierung der Geschlechter bei diesen scheinbar einfachen Organismen schon durch die Kombination ebenso komplizierter und mannigfaltiger Faktoren dargestellt werden, wie bei den höchsten Organismen. Ihre Zurückführung auf einfachere Ideenkomplexe dürfte hier ebenso großen Schwierigkeiten entgegensehen, wie bei den Metazoen, jedenfalls wird das Studium der Morphologie und Entwicklungsgeschichte nicht die Lösung des Rätsels bringen. Ob uns die experimentelle Physiologie auf diesem Gebiete viel weiter bringt, scheint mir auch sehr fraglich.

Ich kann also hier nur die Tatsachen beschreiben, ohne ihren Ursachen nachzugehen. Für die Ookineten zeigt es sich nun, daß sie schon vom Beginn ihrer Entstehung geschlechtlich differenziert sind. Sie entwickeln sich in dreifacher Weise weiter, entweder zu indifferenten, zwittrigen Formen oder zu solchen mit ausgesprochen weiblichen oder männlichen Charakteren. Die ersteren Formen können dann unter gewissen Bedingungen auch wieder zu Männchen oder Weibchen werden, die Ursachen hierfür sind leider wieder unbekannt. Alle drei Formenreihen können sich auf ungeschlechtliche Weise vermehren, die indifferenten durch Zweiteilung, die Weibchen können sämtliche 3 Formenreihen durch Parthenogenese wieder reproduzieren, während die Männchen die beschränkteste Entwicklungsfähigkeit haben, sie vermehren sich auf multiple Weise, sind dann aber bald befruchtungsbedürftig und gehen, wenn sie nicht zu Kopulation mit dem Weibchen gelangen, zugrunde. Unter gewissen Bedingungen scheint aber sowohl bei den indifferenten Formen als bei den Weibchen die Propagation eine Grenze zu haben, sowohl in der Mücke als im Vogel. Diese Bedingungen stellen wiederum einen äußerst komplizierten Faktorenkomplex dar. Sowohl innere Gründe, d. h. solche, die in den Parasiten selbst gelegen sind, als äußere, die in dem umgebenden Medium, also in diesem Falle dem Wirt liegen (Antikörper usw.), beschränken die Vermehrung der Parasiten. Das Studium der Morphologie und Entwicklungsgeschichte kann auch hier nur wieder die Grundlagen für die weitere physiologische Forschung liefern, aber nur weniges zur Erklärung beitragen.

Nach diesen Vorbemerkungen gebe ich eine gedrängte Übersicht meiner Resultate, die natürlich noch in vielen Fragen zu keinem Abschluß gelangt sind. Meist muß ich mich in dieser vorläufigen Mitteilung auf Andeutungen beschränken, die vor allem den Zweck haben sollen, neue Mitarbeiter für die Erforschung dieser nicht nur für die Parasitologie, sondern auch für die gesamte Zellenlehre wichtigen Organismen zu werben.

a) Die Entstehung der indifferenten Trypanosomen aus den Ookineten.

Wir gehen aus von dem in Fig. 1 *a* skizzierten Stadium des Ookineten. Das Plasma desselben ist hell, wenig färbbar. In der Mitte liegt das fertige Synkaryon, es sind oft noch 8 Chromosomen erkennbar, die das dunkel färbbare Karyosom umgeben. Der Bau des letzteren

ist schon vorher geschildert, man erkennt zuweilen in ihm ebenfalls 8 Chromatinelemente, die ein Zentralkorn umgeben. In der hinteren abgerundeten Hälfte des Ookineten liegt das Pigment und vier kernähnliche Gebilde, Überreste der Reduktionsvorgänge. Fig. 1 *b* zeigt einen Ookineten, der gerade im Begriff war, sich des Pigmentes und der Reduktionskörper zu entledigen. Der Kern macht nun eine Reihe von Veränderungen durch, die allmählich zur Ausbildung einer heteropolen Spindel führen. Am lebenden Objekt bemerkt man zunächst, daß das Karyosom amoeboide Bewegungen ausführt und allmählich schwächer lichtbrechend wird; es macht den Eindruck, als ob von dem zentralen Teil des Kerns Substanzen an die Peripherie abgegeben werden. Genauer werde ich diese Vermischung der peripheren Teile des Karyosoms mit den chromatischen Elementen des übrigen Kerns in der ausführlichen Arbeit durch eine größere

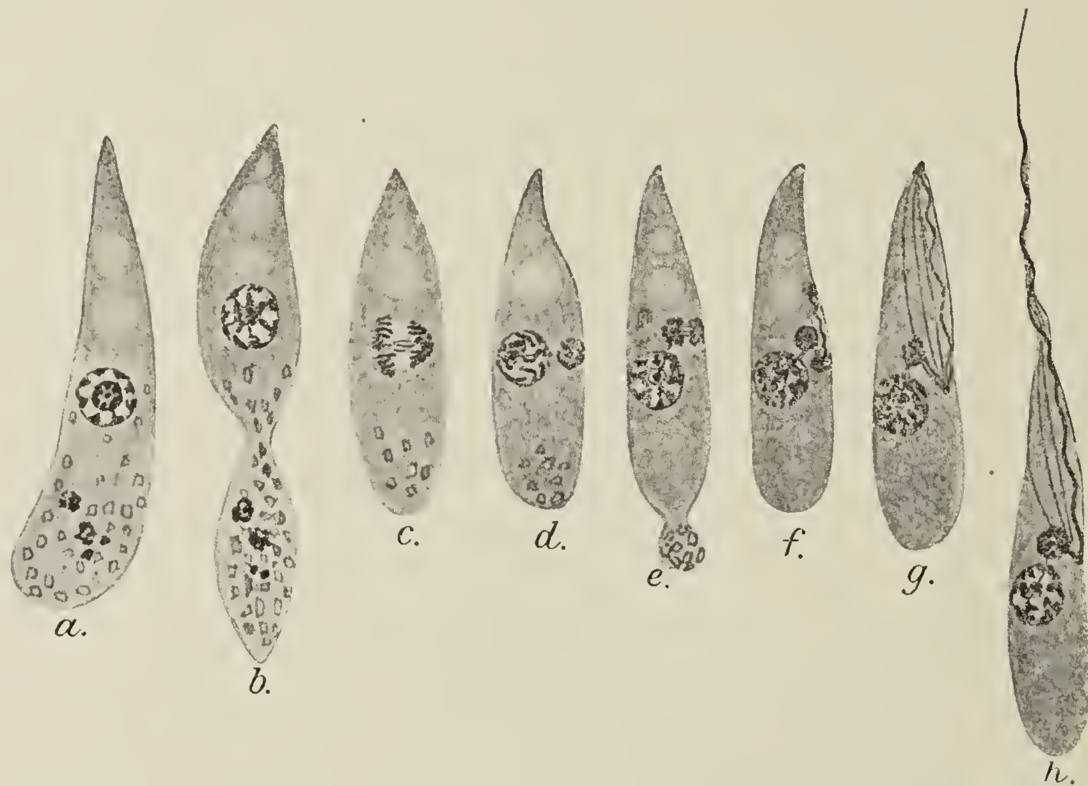


Fig. 1 *a—h*. Schematische Darstellung der Umwandlung eines Ookineten von indifferentem Charakter in das Trypanosoma-Stadium.

Zahl von farbigen Figuren erläutern. Es gelingt nämlich durch gewisse Modifikationen des Romanowskyschen Verfahrens, das Karyosom stets in einem anderen Farbenton zu tingieren wie den übrigen Kern und auf diese Weise seine Umwandlungen zu verfolgen. Das Resultat dieser Vorgänge ist, daß die 8 Chromatinelemente des Karyosoms mit Hilfe des Plastins sich mit den 8 peripheren Chromatinkomplexen vereinigen und im Zentrum des Kerns nur das Zentralkorn mit seinem hellen Hof zurückbleibt. Das Zentralkorn teilt sich hantelförmig und bildet im Kern eine kleine Zentralspindel, um die sich die 8 kompliziert gebauten Chromosomen im Äquator gruppieren. Die Chromosomen spalten sich und rücken zum Dyasterstadium auseinander. Dieses ist in der schematischen Fig. 1 *c* dargestellt. Man bemerkt eine deutliche Heteropolie der Spindel. Die rechte Spindelhälfte ist deutlich kleiner, dafür aber dichter und am gefärbten Objekte dunkler und plastinreicher. Es entstehen auf diese Weise 2 Kerne von sehr verschiedener Größe und Struktur. In Fig. 1 *d* ist der linke Tochterkern bereits wieder in Begriff, sich zu rekonstruieren. Die 8 Chromosomen sind lange mäandrisch gewundene Fäden geworden. Der rechte Kern ist viel kleiner und dichter; man kann meist nur an günstigen

Mazerationspräparaten die 8 Chromosomen in ihm zählen. Jeder Kern enthält im Zentrum ein Zentralkorn, das durch einen feinen achromatischen Faden mit dem des Schwesterkerns verbunden ist und auch weiter verbunden zu bleiben scheint. Wenigstens habe ich in vielen späteren Stadien durch Mazeration ihn noch nachweisen können. Der kleine Kern ist außerdem reicher an Plastin, er färbt sich nach Giemsa in einer violetten Nuance, während der linke Kern rein rot erscheint. Am lebenden Objekt erfolgt der ganze Vorgang der Verteilung des Karyosoms und der Kernteilung so schnell, daß ich, bevor ich die gefärbten Stadien studierte, folgenden Eindruck gewann. Ich sah, daß das Karyosom amoeboid beweglich wurde und allmählich verschwand, plötzlich schien es mir an der rechten Seite des Kerns wieder aufzutauchen und blitzschnell aus dem Kern herauszurücken; das ganze war das Spiel weniger Minuten. In Wirklichkeit war das neu aufgetauchte Karyosom aber die rechte Spindelhälfte, die soviel stärker lichtbrechend war als die größere linke. Nach dem genauen Studium der gefärbten Präparate habe ich dann auch am lebenden Tier viel mehr sehen können. Dieser Fall hat mir die Lehre gegeben, daß man nicht oft genug das Studium des lebenden und gefärbten Objekts kombinieren und durcheinander kontrollieren kann.

Eine ähnliche Erfahrung mußte ich nun auch bei der Beobachtung der weiteren Umwandlung des Ookineten zum Flagellaten machen. Ich glaubte also zunächst festgestellt zu haben, daß das Karyosom aus dem Kern heraus und an den vorderen rechten Seitenrand des etwas abgeplatteten Ookineten rückt. Dann sah ich, wie von diesem Karyosom längs des rechten Randes ein geschlängelter Faden herauswuchs, wie dieser Faden sich immer weiter nach vorn erstreckte und schließlich als freie Geißel weit über die Spitze des Ookineten hervortrat und bald darauf anfing, undulierende Bewegungen zu machen, die den Ookineten, nunmehr als Trypanosoma, aus der Mitte des Gesichtsfeldes entführten. Ich hatte die Vorstellung gewonnen, die ja auch mit allem Bekannten gut übereinzustimmen schien, daß das Karyosom, das mit dem Centrosom nach Laveran und Mesnil zu homologisieren wäre, aus dem Kern herausrückt, zum Blepharoplast wird und die Leiste der undulierenden Membran, deren freies Ende die Trypanosomengeißel darstellt, produziert. Das Studium der Präparate, besonders gelungener Mazerationspräparate ergab aber, daß ich auch hier nur ein grobes Schema gesehen hatte, gewissermaßen nur den Rahmen des wirklichen Bildes, das sich als viel komplizierter erwies, ja vielleicht noch viel komplizierter sein dürfte, als ich es mit den zurzeit besten optischen und technischen Hilfsmitteln nachweisen kann.

Der kleinere durch heteropole Mitose abgespaltene Kern ist in der Tat der Blepharoplast des Trypanosoma, aber ein vollkommener Zellkern mit Centrosom und 8 Chromosomen, nicht nur ein Centrosom, Karyosom, Nucleolus oder gar eine einfache Ektoplasmaverdichtung wie Senn meint. Die Vermutung von Laveran und Mesnil bezüglich der Kernnatur des Blepharoplasten ihres Trypanoplasma kann ich also auch für die vorliegende Form als richtig nachweisen.

Doch verfolgen wir jetzt die Bildung des lokomotorischen Apparates bei unserem Ookineten weiter. Der größere, in der Mitte des Entoplasmas verbleibende Kern tritt in das Ruhestadium (Fig. 1 *d*), während der kleinere etwas nach vorn rückt, an die Grenze des Entoplasmas gegen das Ektoplasma und sich wiederum senkrecht zur Hauptachse des Tieres in eine heteropole Spindel umwandelt (Fig. 1 *e*). Die Differenzen der beiden Spindelhälften sind aber nicht so stark ausgeprägt, wie bei der ersten Mitose. Die rechte kleinere Spindelhälfte liegt jetzt ganz an der Peripherie der Zelle im Ektoplasma. Nach der Abschnürung der linken Kernhälfte bleibt auch hier wieder der Zentralspindelrest als Verbindungsfaden, so daß jetzt alle drei differenten Kerne verbunden sind. Der kleinste von den drei Kernen, der ganz peripher

gelegen ist, bildet sofort wieder eine Spindel, deren Längsachse aber senkrecht auf der der letzten Spindel steht (Fig. 1 *f*). Wiederum ist die Spindel heteropol, der nach vorne gerichtete Pol ist der kleinere. Diese dritte Spindel verwandelt sich nun in den lokomotorischen Apparat des Trypanosoma, indem die Zentralspindel exzentrisch verlagert wird und zum verdickten Rand der undulierenden Membran sich entwickelt (Fig. 1 *g*), während die acht, der Zahl der Chromosomen entsprechenden Mantelfasern zu acht Myonemen werden, welche zu je vier auf jeder Fläche des abgeplatteten Vorderteiles des Trypanosoma im Ektoplasma verlaufen und sich am vorderen Ende mit der Zentralspindel, das heißt dem verdickten Rand der undulierenden Membran zur Bildung der konischen Geißel vereinigen (Fig. 1 *h*). Entsprechend dieser Entwicklungsgeschichte des lokomotorischen Apparates, die ich in der ausführlichen Arbeit eingehend darstellen werde, findet man auf Mazerationspräparaten die bandförmige Geißel zusammengesetzt aus einem dickeren exzentrischen Achsenfaden (der Zentralspindel) und 8 Mantelfibrillen (den Mantelfasern); nur das distale verjüngte Ende der Geißel wird von dem Achsenfaden allein gebildet.

Entsprechend ihrer Genese sind Kern, Blepharoplast und Anfangsteil des Geißelapparates durch achromatische feine Fäden (die Reste der Zentralspindeln) verbunden. Der gesamte Kernapparat bildet so eine feste Verankerung für den lokomotorischen im Ektoplasma gelegenen Teil des Tieres in seinem Entoplasma. Die schon von Senn und von Wasielewski nachgewiesene Färbbarkeit des Periplastes der Trypanosomen mit Kernfarbstoffen (er wird mit dem Romanowsky-Verfahren stets rot tingiert) erklärt sich durch den Gehalt der Mantelfasern und der Zentralspindel an Chromatin; der Lokomotionsapparat (Myoneme und undulierende Membran) ist ja ein Kernprodukt. Der Bau der aus den Ookineten entstandenen ungeschlechtlichen Trypanosomen und ihre Bewegung entspricht so vollständig dem der bekannten Trypanosomen, daß ich in dieser vorläufigen Mitteilung auf eine genauere Schilderung verzichten kann. Erwähnen will ich nur noch, daß ebenso wie bei anderen Trypanosomen der Blepharoplast in den älteren Stadien häufig um den Kern herum nach hinten rückt, und dabei der Ursprung des Geißelapparates auch weiter nach hinten verlagert wird.

Die hier geschilderte Form von Trypanosomen weist die größte Ähnlichkeit mit der von Léger[1]) im Darm von Anopheles gefundenen Crithidia auf; wir werden sehen, daß unsere Form ebenfalls gregarinenartige Ruhestadien hat und sich in ähnlicher Weise vermehrt, so daß ich kaum daran zweifele, daß die Crithidia ein Entwicklungsstadium eines nahe verwandten Parasiten darstellt. Ferner wird mein Assistent Herr Dr. von Prowazek in einer folgenden Mitteilung nachweisen, daß auch die Herpetomonas der Stubenfliege in ihrer Morphologie und Entwicklungsgeschichte sich ziemlich nahe an den hier geschilderten Parasiten anschließt. Es ist dies eine Form, die besonderes Interesse verdient, weil bei ihr sekundär, an Stelle der durch Wirtswechsel komplizierten Entwicklung ein einfacherer Weg durch direkte Übertragung von Wirt zu Wirt eingeschlagen wird. Die hierbei eintretenden Rückbildungserscheinungen werden auf die bei meinen Parasiten noch komplizierter sich abspielenden Vorgänge manches interessante Streiflicht werfen und einen Beitrag zur Phylogenie dieser Parasiten liefern. Besonders wichtig für diese Fragen werden ferner die von Léger[2]) zu erwartenden ausführlichen Mitteilungen über die trypanosomenähnlichen Flagellaten sein, die er bei verschiedenen anderen Insekten gefunden hat.

---

[1]) Léger, L., Sur un Flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis, in: C. R. Soc. Biol., 1902, Mars.

[2]) Vgl. Léger, L., Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes, in: Arch. f. Protist.-Kunde 1903, Bd. 2, S. 180.

b) Die Vermehrung der ungeschlechtlichen Trypanosomen im Mitteldarm der Mücke.

Die Vermehrung der aus den Ookineten entstandenen nicht geschlechtlich differenzierten Trypanosomen erfolgt stets durch Längsteilung. Diese stimmt vollkommen überein mit der Vermehrungsart, die wir von anderen Arten dieser Gattung durch die Untersuchungen von Rabinowitsch und Kemper, Senn und von Wasielewski, Laveran und Mesnil, Léger und anderen kennen. Der Längsteilung des Plasmas, die von vorn nach hinten fortschreitet, geht die Teilung des Kernapparates voraus. Wie bei anderen Trypanosomen kann diese mit dem Blepharoplast oder dem Kern beginnen. Die Verdoppelung des lokomotorischen Apparates beginnt stets an seiner Wurzel und geht von dem ungeteilten oder dem neuen Tochterteil des alten Blepharoplasten aus. Der alte Geißelapparat bleibt unverändert bestehen, während der des Tochtertieres in derselben Weise wie beim Muttertier unmittelbar parallel neben dem des letzteren, durch die früher geschilderte Art der Kernteilung angelegt wird. Es findet also die Verdoppelung des Geißelapparates nicht durch Längsspaltung des alten statt, sondern durch Neubildung in den Bahnen des alten von der Basis aus. Der ganze Vorgang ist so kompliziert, daß ich ihn ohne zahlreiche Figuren in seinen Einzelheiten hier nicht erläutern kann. Das Endresultat stimmt aber wieder gut mit den Befunden von Laveran und Mesnil überein.

Wie bei der Crithidia Légers wechseln auch bei unserer Form Perioden der Bewegung mit Ruhestadien ab. Im Ruhezustand bohrt sich der Flagellat mit dem Vorderende seiner Geißel in eine Epithelzelle des Darms ein und kontrahiert seinen Körper. Oft wird der Geißelapparat bis auf ein kurzes stabförmiges Gebilde rückgebildet, das dann als Haftapparat zur Verankerung der Parasiten in der Epithelzelle dient. Wie Crithidia kann sich unsere Form auch im Ruhestadium durch Längsteilung vermehren. Es kommt dann oft zur Entwicklung umfangreicher Büschel von Parasiten am Darmepithel. Die Zeit der Festsetzung fällt gewöhnlich mit dem Ende der Verdauung des Bluts zusammen, kann aber auch schon früher stattfinden. Regel ist nur, daß im leeren Darm die Parasiten mit wenigen Ausnahmen am Epithel sitzen. Saugt die Mücke zum zweiten Male, so werden, wenn die Verdauung begonnen hat, die Parasiten wieder beweglich. Erwähnt sei noch, daß diese gregarinenartigen Zustände, wie sie Léger sehr treffend benannt hat, nicht nur an der mit dem Stäbchensaum versehenen freien Fläche der Epithelzellen gefunden werden, sondern auch zwischen den Zellen. Oft dringen sie sogar bis zur Tunica elastico-muscularis vor. Wenn sie hier zur Ruhe gelangen, runden sie sich meist kuglig ab. Der Geißelapparat wird dann ganz rückgebildet, um beim Freiwerden dieser Formen wieder vom Blepharoplasten aus neugebildet zu werden.

c) Die Entwicklung des Ookineten zum weiblichen Trypanosoma.

Die Ookineten, welche weiblichen Charakter tragen, weisen in dem Stadium, von welchem wir im vorigen Abschnitt ausgingen, zwar dieselben Kernverhältnisse auf, das Plasma aber zeigt eine andere Beschaffenheit; es ist nämlich mehr oder weniger dicht mit dunkel färbbaren Körpern, die Reservestoffe darstellen dürften, erfüllt. Der Kern scheint mir nach zahlreichen Messungen bei diesen Individuen im Vergleich zum Volumen des Plasmas kleiner zu sein als bei den Ookineten, welche sich zu indifferenten Trypanosomen entwickeln. Die Bildung der heteropolen Spindel erfolgt in derselben Weise wie bei jenen Formen. Fig. 2*a* stellt schematisch ein Stadium dar, bei dem die Teilung des Kerns vollendet ist. Während nun bei den indifferenten Formen der Blepharoplast mit dem Kern in Verbindung bleibt und sogleich den Geißel-

apparat produziert, verläßt der kleinere Kern in diesem Falle den größeren und vermehrt sich sofort durch drei schnell aufeinanderfolgende Zweiteilungen (Fig. 2*b*) zu acht kleinen kompakten Kernen, die in den hinteren Abschnitt des Zelleibes rücken. Jeder dieser acht Kerne produziert nun durch heteropole Teilung neben sich einen kleineren Kern, der mit ihm in Verbindung bleibt (Fig. 2*c*). Nach diesem Stadium gehen die acht Kerngruppen zugrunde, indem sie allmählich kleiner werden, schließlich ganz zerfallen und aufgelöst werden. Während dieser Vorgänge in der hinteren Hälfte des Ookineten entwickelt der große Kern einen zweiten kleineren durch heteropole Mitose (Fig. 2*c*). Dieser wird zum Blepharoplasten, indem er den Geißelapparat in entsprechender Weise wie beim indifferenten Ookineten bildet. Das fertige weibliche Trypanosoma stellt Fig. 2*d* dar, es unterscheidet sich von dem indifferenten durch seine plumpere Gestalt, durch die dunklere Färbbarkeit des mit körnigen Reservestoffen beladenen Entoplasmas. Der Geißelapparat ist viel schwächer entwickelt, der Blepharoplast ist kleiner, die Geißel selbst kürzer. Hierdurch ist es bedingt, daß diese Formen viel trägere Bewegungen ausführen und sich gewöhnlich bald zur Ruhe an der Darmwand festsetzen. Bei ihrem Wachstum speichern sie immer mehr Reservestoffe auf und können zu der dreifachen Größe wie die indifferenten Trypanosomen heranwachsen. Die Fähigkeit der Längsteilung scheinen sie verloren zu haben, wenigstens habe ich niemals Andeutungen davon bei ihnen beobachtet. Die Rückbildung des Geißelapparates im Ruhestadium findet in derselben Weise wie bei den indifferenten Formen statt. Die Gregarinengestalt ist bei diesen Stadien noch ausgeprägter, oft gleichen sie ganz den Ookineten, nur daß ihnen das Pigment fehlt. Die älteren Stadien sind schließlich nicht mehr imstande, sich in Trypanosomen zu verwandeln, sie können nur träge kontrahierende Bewegungen, Krümmungen, Knickbewegungen ausführen.



Fig. 2*a*—*d*.
Schematische Darstellung der Verwandlung eines Ookineten von weiblichem Charakter in ein weibliches Trypanosoma.

Vermöge der Aufspeicherung von Reservestoffen sind diese Würmchen-ähnlichen Ruhestadien der weiblichen Trypanosomen außerordentlich widerstandsfähig gegen äußere Einflüsse, sie bleiben unter ungünstigen Lebensbedingungen am längsten erhalten. Wenn man z. B. die Mücke nach dem ersten Saugen lange hungern läßt (man kann sie 2—3 Wochen ohne Nahrung erhalten, wenn man sie bei niederer Temperatur (4—5°) aufbewahrt), so sterben schließlich alle anderen Stadien der Trypanosomen im Darm der Mücke ab. Nur die weiblichen Würmchen bleiben in der Darmwand lebendig. Sie sind allmählich tiefer zwischen den Epithelzellen vorgedrungen und lagern alle zwischen Epithel und Tunica elastico-muscularis; sie gleichen in diesem Stadium vollständig den Ookineten der Malariaparasiten bis auf das fehlende Pigment. Ihre Reservestoffe werden nur sehr langsam verbraucht, so können sie lange Zeit ausdauern. Es sind dies die Formen, welche auch die Infektion der Tochtergeneration der Mücken vermitteln; sie vermögen bei der Kälte des Winters in den Ovarien der überwinternden Mücke lebend zu bleiben, um dann im Frühjahr sich in den abgelegten Eiern weiter zu entwickeln. Ebenso sind es diesen entsprechende Formen, welche im Blut des Vogels am längsten standhalten und immer wieder, wie bei der Malaria neue Recidive erzeugen. Wie bereits früher angedeutet wurde, besitzen diese Stadien

die Fähigkeit, durch Parthenogenese wieder alle anderen Formen des Parasiten zu reproduzieren. Da dieser Vorgang an den verschiedensten Stellen im Leben des Parasiten eine große Rolle spielt, will ich die kurze Schilderung desselben gleich hier vorwegnehmen, um Wiederholungen zu vermeiden. Erst später werden wir sehen, wie oft diese Parthenogenese der weiblichen Formen berufen sein kann, die rettende Rolle im Leben des Parasiten zu spielen.

Der erste Fall, wo überhaupt die Notwendigkeit dieses Vorgangs auftaucht, tritt wie erwähnt dann ein, wenn das Wirtstier, die Mücke, nach der Verdauung der ersten Nahrung, mit der die Parasiten in den Darm gelangten, hungert. Es gehen dann allmählich die indifferenten Formen der Trypanosomen und die Männchen zugrunde. Nur die besser mit Reservestoffen ausgerüsteten Weibchen bleiben übrig. Füttert man nun die Mücke nach einer längeren Hungerperiode wieder und sorgt zugleich durch Wärme für eine rege Verdauung, so tritt die Parthenogenese der weiblichen Würmchen ein. Betrachten wir ein solches lange Zeit dem Hunger ausgesetztes Weibchen genauer, so bemerken wir zunächst, daß das Plasma nicht mehr so reich an Reservestoffen ist, es enthält mehrere größere Vacuolen. Von dem Geißelapparat ist keine Spur mehr wahrzunehmen, der Blepharoplast liegt dem Kern dicht an. Fig. 3*a* stellt schematisch ein derartiges Würmchen dar. Wir bemerken ferner, daß sich im Kern selbst das Zentralkorn wieder zu einem komplizierteren Karyosom-ähnlichen Gebilde vergrößert hat. Der Kern selbst macht nun dieselben Veränderungen durch, die wir von dem Ookineten kennen, das heißt er schnürt einen kleinen Kern durch heteropole Mitose ab. Nunmehr liegen neben dem größeren Kern zwei annähernd gleich große kleinere Kerne, nämlich der alte Blepharoplast und der neuentstandene Kern (Fig. 3*b*). Die beiden kleinen Kerne stoßen nun durch je zwei Teilungen je zwei dem Untergang geweihte Reduktionskerne ab (Fig. 3*c*) und rücken in den in Ruhe gebliebenen großen Kern von entgegengesetzten Seiten hinein (Fig. 3*d*), um sich aneinanderzulegen und zu einem Karyosom zu verschmelzen (Fig. 3*e*), das dann wieder vollkommen dem des Ookineten gleicht, von dem wir ausgingen. Die Schemata in Fig. 3*a—f* müssen vorläufig zur Demonstration dieser Vorgänge genügen. In der ausführlichen Arbeit werde ich auf die feineren Einzelheiten, besonders auf das Verhalten der Centrosomen und Chromosomen, soweit es sich bei der Kleinheit des Objekts ermitteln läßt, eingehen. Durch diese Art der Selbstbefruchtung hat nun der Organismus wieder die Kraft erhalten, sich zu entwickeln; er produziert genau so wie der durch Kopulation entstandene Ookinet die drei Sorten von Trypanosomen, es tritt wiederum eine Überschwemmung des Darmkanals, wie bei der ersten Infektion ein. Wir können den ganzen Vorgang in pathologischer Hinsicht als Recidiv der Trypanosomen-Krankheit der Mücke auffassen.

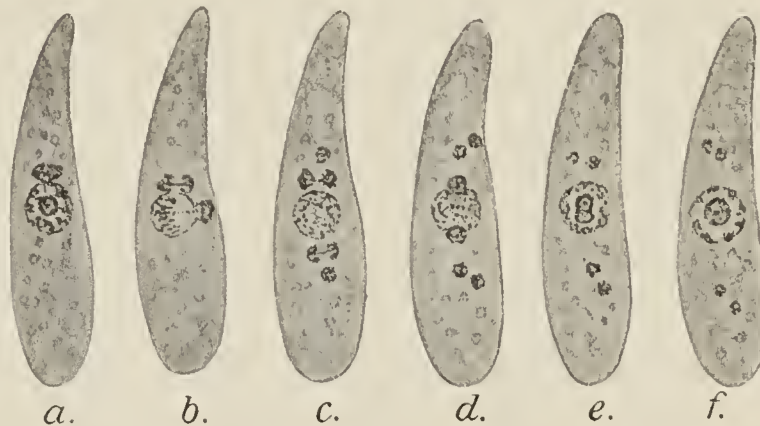


Fig. 3*a—f*.
Schematische Darstellung der Parthenogenese eines weiblichen Trypanosoma im Gregarinen-Zustand.

Ebenso werden die Recidive der Halteridium-Krankheit der Eule durch Parthenogenese der würmchenförmigen weiblichen Formen hervorgerufen, der Vorgang verläuft genau nach dem hier geschilderten Schema. Die im Blute befindlichen Würmchen unterscheiden sich von den in der Mücke lebenden nur durch den Besitz von Pigment, gar keine Unterschiede hingegen weisen sie gegenüber den aus der Befruchtung hervorgegangenen Ookineten auf. Ich erinnere

hier daran, daß ich auch bei Plasmodium vivax des Menschen die Recidive nach langen Intervallen durch ein Zurücksinken der alten Weibchen auf die Stufe der Schizonten erklärt habe. Die bei den Trypanosomen gewonnenen Resultate über die feineren Kernveränderungen bei der Parthenogenese boten mir die Anregung, die Malariaparasiten des Menschen auch auf diese Vorgänge hin noch einmal genauer zu prüfen. Wenn hierbei nun auch die zu überwindenden Schwierigkeiten viel größer sind, so habe ich doch bereits die Überzeugung gewonnen, daß auch hier die Kernveränderungen nach einem ähnlichen Schema sich abspielen, wie bei den Trypanosomen und daß ebenfalls eine Art von Selbstbefruchtung vorliegt. In meinen weiteren Malariaarbeiten hoffe ich näher auf diese Frage zurückzukommen.

d) Die Entstehung der männlichen Trypanosomen aus dem Ookineten.

Die Ookineten, welche zur Produktion der männlichen Formen gelangen, unterscheiden sich in ziemlich auffallender Weise von den weiblichen Charakter tragenden. Reservestoffe scheinen ihnen vollständig zu fehlen, ihr Plasma ist fast hyalin und grob vacuolär und viel



Fig. 4*a*—*f*.
Schematische Darstellung der Entwicklung der männlichen Trypanosomen aus einem Ookineten männlichen Charakters.

heller als das der indifferenten Formen, die etwa eine Mittelstellung zwischen den weiblichen und männlichen einnehmen. Die Körpergröße ist durchschnittlich etwas kleiner als bei den anderen Arten, hingegen das Volumen des Kerns in extremen Fällen auffallend viel größer im Verhältnis zum Plasma. Außerdem ist der Kern sehr chromatinreich. Fig. 4*a* zeigt den Typus eines solchen Ookineten. Die Kernveränderungen, die nun folgen, entsprechen denen des weiblichen. Es wird eine heteropole Spindel ausgebildet (Fig. 4*b*). Der kleinere Kern vermehrt sich bis auf 8 (Fig. 4*c*). Während nun aber bei den weiblichen Formen diese 8 Kerne zugrunde gehen, entwickeln sie sich hier weiter und der große Kern geht zugrunde. Wir sehen hieraus, daß Weibchen und Männchen in ihren Kernverhältnissen ursprünglich zwittrigen Charakter aufweisen, und daß der weibliche Kern auf Kosten der männlichen, umgekehrt die männlichen Kerne auf Kosten des weiblichen bei den beiden Geschlechtern ausgebildet werden, oder mit anderen Worten, der Zwitter wird zum Weibchen, indem seine männlichen Teile abortiv werden, oder zum Männchen, indem seine weiblichen Bestandteile abortieren. Die 8 Kerne des Ookineten entwickeln nun je einen Blepharoplasten, der in diesem Falle auffallend groß ist, fast so groß wie der Kern (Fig. 4*d*). Der Ookinet rundet sich kuglig ab (Fig. 4*e*), die 8 Kerngruppen begeben sich an die Peripherie, nehmen radiäre Stellung ein und

zwar so, daß die Blepharoplasten der Oberfläche zu gerichtet sind. Um jede Kerngruppe verdichtet sich etwas das Plasma. Der Blepharoplast jeder Gruppe bildet dann seinen Geißelapparat durch Kernteilung, wie es bei der indifferenten Form beschrieben wurde, und die 8 kleinen Trypanosomen lösen sich von dem großen, den abortiven Kern enthaltenden Restkörper ab (Fig. 4*f*). Die kleinen Männchen unterscheiden sich außer durch ihre winzige Größe von den Weibchen und den indifferenten Formen durch die auffallend stärker entwickelten Geißelapparate. Nicht nur der Blepharoplast ist relativ viel größer, sondern auch die Geißel selbst viel länger. Die Beweglichkeit dieser Formen ist daher außerordentlich.

Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß diese männlichen Zellen nicht weiter entwicklungs- und vermehrungsfähig sind. Im Darm der Mücke sowohl wie im Blut des Vogels gehen die Mikrogameten zugrunde und werden seitens der indifferenten Formen und der weiblichen, die ja beide männliche Formen produzieren können, immer wieder ergänzt. Nur in dem einen Augenblick, wenn die Parasiten das Blut des Vogels verlassen und mit dem Wirtswechsel den gewaltigsten Umschwung ihrer Lebensbedingungen erleiden, wird die Reifung der weiblichen Geschlechtsformen ausgelöst, dann treten auch die männlichen Formen in ihr Recht.

In der ausführlichen Arbeit werde ich durch eine genaue Schilderung der Kernverhältnisse der männlichen Zellen dartun, daß ihr Kern, wie bei der Spermatogenese der Metazoen, schon bei der zweiten Teilung eine Reduktion erfährt, er besitzt im fertigen Männchen dann nur 4 Chromosomen, während der Blepharoplast bis zur Befruchtung 8 aufweist und erst nach dem Kopulationsakt reduziert wird.

Die Bildung der Mikrogameten im Blut des Vogels erfolgt nach demselben Schema, wie ich es soeben für die Bildung der männlichen Trypanosomen im Darm der Mücke geschildert habe. Die zur Befruchtung gelangenden Mikrogameten sind genau nach dem Bauplan eines kleinen Trypanosoma gebildet. Durch geeignetes Mazerationsverfahren kann man auch bei ihnen den Kern vom Blepharoplast unterscheiden, ebenso gelingt der Nachweis einer undulierenden Membran usw., kurz die Ookineten mit männlichem Charakter im Darm der Mücke, von denen wir hier ausgingen, sind Homologe der Mikrogametocyten im Blut. Die kleinen männlichen Trypanosomen im Darm der Mücke entsprechen den Mikrogameten, die aber im Vogelblut nur im Moment der Entleerung desselben ausgebildet werden können, während sie im rollenden Blut schon im Körper ihrer Mutterzelle zugrunde gehen. Die Ursache für die Unfähigkeit der Mikrogameten und männlichen Trypanosomen sich allein weiter zu entwickeln oder, mit anderen Worten, ihrer Befruchtungsbedürftigkeit sehe ich in der frühzeitig erfolgenden Reduktion der Chromosomenzahl ihres Hauptkerns, der in diesen zweikernigen Zellen gegenüber dem lokomotorischen Zentrum, dem Nebenkern oder Blepharoplasten, als Stoffwechselzentrum der Zelle funktionieren dürfte. Ich werde zu der Vermutung geführt, daß die Unvollständigkeit des Stoffwechselkerns gegenüber dem normal ausgerüsteten Blepharoplasten mit dem frühzeitigen Untergang dieser Formen in Verbindung zu bringen ist.

Erwähnen will ich noch, daß alle Trypanosomenformen, sowohl im Darm der Mücke wie im Blut, wenn sie in ungünstige Lebensbedingungen kommen, die Eigentümlichkeit der Agglomeration aufweisen, eine Erscheinung, die Laveran und Mesnil zuerst bei den Säugetier-Trypanosomen entdeckt haben. Während diese Forscher aber angeben, daß die Flagellaten mit den Hinterenden agglutinieren (was ich bestätigen kann), finde ich bei meinen Formen stets nur Vereinigung der Vorderenden. Diese Agglomerationen, die oft in Form umfangreicher Rosetten gefunden werden, treten zum Beispiel ein, wenn nach lebhafter Vermehrung im Darm der Mücke eine Hungerperiode erfolgt. Sowohl die indifferenten Formen als die Männchen bleiben dann in

dieser Vereinigung, bis sie absterben und zerfallen. Treten plötzlich günstigere Lebensbedingungen ein, so können die Rosetten wieder aufgelöst werden. Fig. 5 zeigt ein solches Bündel von agglomerierten Männchen aus dem Darm von Culex. Über die biologische Bedeutung dieser Vorgänge vermag ich vorläufig nichts Sicheres auszusagen.

Außer den drei hier kurz geschilderten Formengruppen der Trypanosomen habe ich im Körper der Mücke keine andersartigen Stadien gefunden. Die Wanderung der Parasiten durch den Körper der Mücke werde ich in einem späteren Abschnitte schildern, hier sei nur schon erwähnt, daß an derselben sich alle drei Formenreihen beteiligen können, daß demnach auch alle Formen in das Blut des Vogels gelangen können. Wir müssen nun sehen, was aus denselben im Blut des Vogels nach der Infektion durch den Mückenstich wird. Bei den verschiedenen Vermehrungsperioden im Körper der Mücken überwiegen meist die indifferenten Formen, da diese ja die eigentlichen vermehrungsfähigen Individuen sind. Ihre Zahl wird periodisch reduziert dadurch, daß aus ihren Reihen sich Weibchen oder Männchen differenzieren, die dann sich gar nicht oder nur nach langer Ruheperiode vermehren. Auch bei dem Eindringen in das Blut des Vogels wird meist die Hauptmasse der Parasiten von den indifferenten Formen gestellt. Alle drei Sorten von Parasiten sind im Blut Schmarotzer der Erythrocyten, sie wachsen auf Kosten des Hämoglobins, dessen Umwandlungsprodukte im Körper der Parasiten in Gestalt der bekannten Pigmentkörner abgelagert werden. Das gemeinsame Charakteristikum aller im Blut lebenden Stadien ist also das Pigment, im übrigen stimmen sie aber in allen wesentlichen Organisationsverhältnissen mit den in der Mücke lebenden Stadien überein; auch andere Vermehrungsarten habe ich im Blut nicht gefunden. Die von Labbé[1]) bei den Halteridien der Lerche beobachtete multiple Vermehrung finde ich bei meiner Art nicht. Ich bespreche nun kurz das Verhalten der drei Formenreihen im Blut.

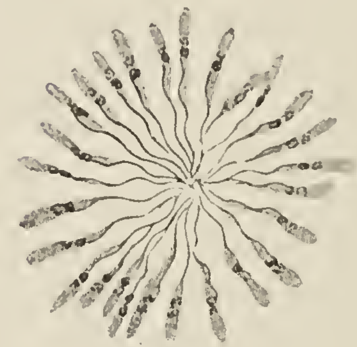


Fig. 5.
Rosette von agglomerierten männlichen Trypanosomen aus dem Darm der Mücke.

e) Das Verhalten der indifferenten Trypanosomen im Blut der Eule.

Die in das Blut gelangenden indifferenten Trypanosomen haben gewöhnlich kurz vor der Einimpfung eine lebhafte Vermehrungsperiode durchgemacht und sind daher meist von winziger Größe. Die größeren Formen unter ihnen können sich sofort weiter durch Längsteilung vermehren, die kleinen setzen sich an Erythrocyten fest und beginnen eine Periode der Ruhe und des Wachstums. Beim Festsetzen, das stets parallel zur Oberfläche mit dem Geißelende erfolgt (Fig. 6 *a*), wird der Geißelapparat rückgebildet, der Blepharoplast rückt dicht an den Kern heran (Fig. 6 *b*). Allmählich sinkt der Körper etwas in den Erythrocyten ein, wie dies Argutinski[2]) von den Tertianparasiten des Menschen behauptet hat, und resorbiert hierbei die verdrängte Substanz des Blutkörperchens. Die Körpergestalt ist die eines jungen Halteridium (Fig. 6 *b*); nach 24 Stunden treten auch die ersten Pigmentkörner im Plasma auf. Aber bald verläßt der Parasit wieder seine Wirtszelle, ohne sie wesentlich geschädigt zu haben, denn ebenso wie im Mückenkörper wechseln auch im Blut immer Perioden der Ruhe und Bewegung ab. Der junge Parasit, der etwa um das Doppelte seiner Größe gewachsen ist (Fig. 6 *c*), nimmt zunächst

---

[1]) Labbé, A., Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des vertébrés, in: Arch. zool. expérim, ser 3, vol. 2, 1894.

[2]) In: Arch. mikr. Anat., Bd. 59, S. 345.

Würmchengestalt an (Fig. 6*d*) und bildet dann in der bekannten Weise einen Geißelapparat aus, er wird meist wieder zum Trypanosoma (Fig. 6*e*). Die Auswanderung der Parasiten aus dem Blutkörper, oder vielmehr von seiner Oberfläche findet gewöhnlich in der Nacht statt, die Schmarotzer bevorzugen hierbei die inneren Organe, besonders Knochenmark, Milz, Niere und Leber, in denen eine langsamere Zirkulation des Blutes erfolgt, aber auch im peripheren Blut ist dieser Vorgang der Auswanderung zuweilen festzustellen. Ich vermute, daß die Nachtzeit deshalb gewählt wird, weil dann die Körpertemperatur des Vogels bedeutend herabsinkt. Näher werde ich alle diese Vorgänge und die komplizierten Wege, auf denen ich ihnen nachgehen mußte, in der ausführlichen Arbeit schildern, hier kann ich nur die Resultate andeuten. Nach



Fig. 6*a*—*g*.

Schematische Darstellung des Verhaltens der indifferenten Trypanosomen im Blut der Eule.

Fig. 6*a*. Anheftung des jüngsten Stadiums an den Erythrocyten mit dem Vorderende.
Fig. 6*b*. Ruhestadium desselben.
Fig. 6*c*. Ruhestadium desselben etwa 48 Stunden nach der ersten Festheftung.
Fig. 6*d*. Auswanderung im gregarinenartigen Zustand, Beginn der Ausbildung des Geißelapparates.
Fig. 6*e*. Das aus 6*d* entstandene freibewegliche Trypanosoma, welches sich wieder an einen Erythrocyten anheftet.
Fig. 6*f*. Ruhezustand nach fünf Tagen seit der ersten Festheftung.
Fig. 6*g*. Ausgewachsenes Trypanosoma.

einer Periode der Bewegung im Trypanosomenzustande setzt sich der Parasit wieder fest und wächst bis zur nächsten Nacht, um dasselbe Spiel dann zu wiederholen. Erst nach sechs Tagen hat er seine volle Größe erreicht (Fig. 6*f*). Er wandert nun wieder aus (Fig. 6*g*) und vermehrt sich durch schnell aufeinander folgende Längsteilungen, bis die Teilungsprodukte die untere Grenze ihrer Größe erreicht haben. Die kleinen Flagellaten setzen sich dann wieder an den Blutkörpern fest, dieselbe Entwicklung beginnt von neuem und dauert an, bis das ganze Blut mit Parasiten überschwemmt ist. Die schematischen Figuren 6*a*—*g* dürften genügen, um das Gesagte verständlicher zu machen.

Die sechstägige Entwicklungsperiode von Halteridium ist ja bekannt, ebenso weiß man, daß die Parasiten die roten Blutkörperchen nicht entfärben noch sonstwie verunstalten, obwohl sie wie die anderen Haemosporidien Pigment, ein Umwandlungsprodukt des Blutfarbstoffs produzieren. Dies war bisher rätselhaft, durch den geschilderten Entwicklungsgang dürfte es aber

erklärt sein. Die Würmchenstadien sind bereits oft gesehen, Danilewski scheint auch die Trypanosomen bereits beobachtet, sowie ihre Vermehrung im Knochenmark richtig festgestellt zu haben. Durch meine Beobachtungen erklärt es sich ferner, warum die meisten Autoren die von Labbé behauptete multiple Vermehrung der Halteridien nie finden konnten, sie existiert bei dieser Form und vielleicht bei vielen verwandten Arten gar nicht. Darum zweifle ich aber nicht, daß sie Labbé bei der Lerche richtig beobachtet hat. Man darf eben nie ohne weiteres von einer Form auf andere schließen, wenn auch manche Entwicklungsstadien gleich zu sein scheinen. Die Halteridium-Fortpflanzung, welche Labbé konstatierte, kann ja phylogenetisch sehr leicht sich aus der hier geschilderten Vermehrung entwickelt haben. Man braucht nur den Fall zu nehmen, daß der Parasit zuletzt nicht mehr frei wird und sukzessive Zweiteilung im Ruhezustand oder doch in der Wirtszelle durchmacht, dann haben wir die multiple Vermehrung. Diesen Weg haben augenscheinlich die meisten Haemosporidien in ihrer Phylogenie eingeschlagen (Piroplasma, Plasmodium, Proteosoma, Karyolysus usw.).

f) Das Verhalten der weiblichen Trypanosomen im Blut der Eule.

Die weiblichen Formen verhalten sich je nach ihrem Alter etwas verschieden im Blut des Vogels. Große mit Reservestoffen beladene Weibchen dürften überhaupt nicht den Rüssel der Mücke passieren, sie gelangen also nicht in das Blut. Die jüngeren Stadien dringen im Gegensatz zu den indifferenten Formen in die Erythrocyten ein und wachsen hier allmählich, viel langsamer als die anderen, indem sie immer Reservestoffe in ihrem Plasma ablagern. Sie scheinen die Wirtszellen seltener zu wechseln und sind in ihren älteren Wachstumsstadien nicht mehr imstande, die Gestalt des Trypanosoma anzunehmen, sie wandern dann wie im Mückendarm als gregarinenartige Würmchen aus und in derselben Gestalt dringen sie auch wieder in den Erythrocyten ein. Da sie nicht auf der Oberfläche des Blutkörpers liegen, so sind sie eher imstande, größere Strukturveränderungen an demselben hervorzurufen, besonders in etwas älteren Stadien, wo sie häufig den Kern an die Seite drängen. Sie bringen auch oft eine deutliche Enthämoglobinierung der Wirtszelle hervor. Die ganz erwachsenen reifen Makrogameten, die nicht mehr auswanderungsfähig sind, findet man daher regelmäßig nur noch von einem blassen Rest der Wirtszelle umgeben, der Kern derselben ist dann ganz an die Peripherie verlagert.

Schon früher habe ich erwähnt, daß die Makrogameten am Ende des akuten Stadiums der Halteridium-Krankheit allein übrig bleiben, und daß sie nach langen Intervallen imstande sind, ein Recidiv zu erzeugen, indem sie durch die früher geschilderte Parthenogenese wieder alle Formen der Parasiten reproduzieren. Ebenso wurde bereits berichtet, daß sich die Zahl der weiblichen aus den indifferenten rekrutiert, und zwar schlagen die letzteren den Weg zur weiblichen Differenzierung dann stets schon in ihren kleinsten Vermehrungsstadien ein, so daß man die zu Makrogameten werdenden Formen an dem Charakter ihres Plasmas und Kerns bereits beim Beginn des Wachstums erkennt. Es liegen hier also dieselben Verhältnisse vor, wie ich sie bei Plasmodium vivax geschildert habe.

Im übrigen bieten die Makrogameten nichts besonders Bemerkenswertes. Ihre Gestalt und ihr Bau sind ja durch ältere Untersuchungen bereits bekannt, das grob granulierte Plasma, der relativ kleine Kern, dem der gleichfalls kleine Blepharoplast dicht anliegt, machen die erwachsenen Weibchen von Halteridium leicht kenntlich. Die Reifung findet, wie bekannt, erst in dem Augenblick statt, in dem die Parasiten das Blut verlassen. Hierauf komme ich später zurück.

g) Das Verhalten der männlichen Trypanosomen im Blut der Eule.

Der Fall, daß noch lebende männliche Formen beim Stich der Mücke in das Blut gelangen, dürfte nicht häufig eintreten, wenn es aber geschieht, so müssen diese Stadien ebenso wie im Körper der Mücke schnell absterben. Die Mikrogametocyten im Blut werden ebenso wie die Makrogameten ständig aus der Zahl der indifferenten Trypanosomen resp. Halteridien differenziert. Der Vorgang entspricht ganz den Verhältnissen, welche ich bei den Malariaparasiten eingehend geschildert habe, d. h. die Mikrogametocyten entwickeln sich aus den kleinsten der aus der Teilung hervorgegangenen indifferenten Formen und tragen in ihrem blassen Plasma, groben Pigment und großen Kern sowie Blepharoplast die männlichen Charaktere von Anfang an zur Schau. Die Aufteilung des erwachsenen Mikrogametocyten zu den 8 Mikrogameten entspricht ganz den Vorgängen, welche ich bei der Ausbildung der männlichen Trypanosomen aus dem Ookineten geschildert habe. Bei genauerem Studium der reifen Mikrogametocyten ergibt es sich, daß der scheinbar einheitliche Kern, der ja von allen Autoren als auffallend groß geschildert wird, gar nicht ein einzelner Kern ist, sondern daß hier eine dicht zusammengelagerte Gruppe von 8 Doppelkernen vorliegt, d. h. 8 Kernen mit je 4 Chromosomen und 8 dazugehörigen Blepharoplasten mit dem Centrosom und je 8 Chromosomen. Wie bereits früher erwähnt, findet die Reduktion der Chromosomenzahl der Kerne vor ihrer zweiten Teilung aus dem Mutterkern unter Bildung von je 4 Vierergruppen statt, die bei der zweiten und dritten Teilung aufgeteilt werden, so daß dann 4 Einzel-Chromosomen übrig bleiben. Die Reduktion der Blepharoplasten findet erst im Makrogameten nach der Befruchtung statt.

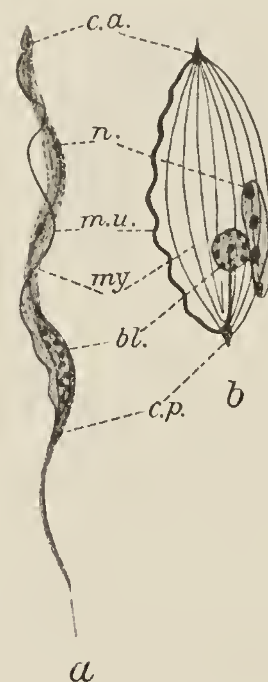


Fig. 7*a*. Schema des Bauplanes eines fertigen Mikrogameten.

Fig. 7*b*. Schematische Darstellung des Kernapparates desselben.

bl. Blepharoplast,
c. a. Vorderes Centrosom,
c. p. Hinteres Centrosom,
m. u. Rand der undulierenden Membran - Zentralspindel,
my. Myoneme - Mantelfasern.

Der fertige zur Befruchtung gelangende Mikrogamet hat hiernach folgenden Bau. Der aus 4 Chromosomen bestehende Kern und das Plasma bilden zusammen einen langgestreckten Faden, als Achse des ganzen Körpers. Etwas hinter der Mitte ist dieser Achse der ebenfalls in die Länge gezogene Blepharoplast mit seinem Centrosom und seinen 8 Chromosomen angelagert. Hinter dieser Gruppe inseriert an einem Spindelpol, dessen Centrosom oft gut nachzuweisen ist, der Geißelapparat und erstreckt sich nach vorn bis zur Spitze der Achse, an der das zweite Centrosom der Spindel liegt. Die Zentralspindel stellt die exzentrische undulierende Membran dar, die in diesem Falle sich nicht als Geißel über die Spitze hinaus fortsetzt, sondern mit dem zur Spitze umgewandelten Centrosom endet. Die 8 Mantelfasern bilden die muskulöse Hülle um den vorderen Teil des Spermatozoons. Fig. 7 stellt schematisch diese Verhältnisse dar, und zwar in 7*a* den ganzen Mikrogameten, in *b* nur das schematische Skelett des Kernapparates. Wir sehen, daß der Mikrogamet bis in die feinsten Einzelheiten nicht nur dem Schema des Trypanosoma entspricht, sondern auch dem Schema, das die neuere Zellforschung von den Spermatozoen der höheren Tiere entworfen hat. In der ausführlichen Arbeit hoffe ich auch in feineren Einzelheiten diese Homologisierung durchführen zu können.

h) Die Reifung der Makrogameten und ihre Befruchtung durch die Mikrogameten.

Die Reifung der erwachsenen weiblichen Halteridien findet erst nach der Entleerung des Blutes im Darm der Mücke statt. Die gröberen Vorgänge bei der Befruchtung und die Bildung des Ookineten sind ja durch die Untersuchungen von Mac Callum, Koch und anderen gut bekannt, ich kann sie vollständig bestätigen. Ich schildere hier daher nur andeutungsweise die feineren Kernveränderungen.

Sobald der Makrogamet aus dem warmblütigen Wirt herauskommt, rundet er sich kuglig ab und sprengt hierbei den als dünne Hülle ihn umgebenden Rest des Erythrocyten. Im Kern ordnet sich das Chromatin zu einem langen gewundenen Faden an, während der Blepharoplast, der an der Oberfläche des Kerns lag, in denselben hineinrückt und sich zu einer Spindel umwandelt. Der Chromatinfaden weist dann eine Segmentierung in 4 Längs- und 4 Querteile auf. Leider ist es mir nicht gelungen festzustellen, wie dieses Stadium zustande kommt, ich kann daher nicht sagen, nach welchem der bekannten Modi die Reduktion erfolgt. Die 4 Segmente des Chromatinfadens stellen dann 4 isolierte Vierergruppen dar, das ursprüngliche Centrosom des weiblichen Kerns ist verschwunden, über seinen Verbleib vermag ich vorläufig nichts auszusagen. Die Zentralspindel der ersten Reduktionsteilung wird, wie erwähnt, von dem Blepharoplasten geliefert. Bei der ersten Mitose, die nun folgt, werden die 4 Vierergruppen in 4 Zweiergruppen aufgeteilt.

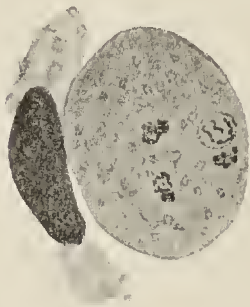


Fig. 8.
Makrogamet nach Beendigung des Reifungsprozesses. Links der Rest der Wirtszelle. Schematisch.

Beim Blepharoplasten konnte ich wegen der dichten Lagerung die Chromatinreduktion bisher noch nicht sicher ermitteln, nur das Endresultat weiß ich, nämlich daß er schließlich vor der Befruchtung auch nur 4 Chromosomen hat. Bei der zweiten Richtungsteilung werden die 4 Zweiergruppen des Kerns auf 4 Einer aufgeteilt, der Blepharoplast funktioniert wieder als Zentralspindel. Das Endresultat des ganzen Reifungsprozesses stellt schematisch Fig. 8 dar. Man bemerkt rechts den reduzierten Kern mit 4 Chromosomen, daneben den Blepharoplasten mit dem Centrosom und 4 Chromosomen. Links liegen die beiden Reduktionskörper, die ebenfalls aus Kern und Blepharoplast zusammengesetzt sind. Jetzt erst ist der Makrogamet befruchtungsfähig, der Mikrogamet dringt in der bekannten Weise ein, und zwar in einen Empfängnishügel an der Stelle, an der der weibliche Kern liegt, und legt sich an denselben an. Sein Geißelapparat geht zugrunde, indem er körnig zerfällt, es sind dann nur sein aus 4 Chromosomen bestehender Kern und der noch nicht reduzierte Blepharoplast zu erkennen.



Fig. 9.
Bildung des Ookineten. Kern im Stadium der Befruchtungsspindel. Schematisch.

Während sich der Kern neben den des Weibchens legt, macht der Blepharoplast 2 Reduktionsteilungen durch, bei denen ich das Verhalten der Chromosomen leider auch nicht verfolgen konnte. Die beiden Kerne bilden die bekannte langgestreckte Befruchtungsspindel, während die beiden reduzierten Blepharoplasten an die Pole dieser Spindel rücken. Trotz ihrer auffallenden Ähnlichkeit mit einer Teilungsspindel, hat dieses bei so vielen Sporozoen schon gefundene Gebilde nichts mit der Kernvermehrung zu tun. Fig. 9 stellt die inzwischen zum Ookineten gewordene Copula auf diesem Stadium dar. Dann rundet sich allmählich der Kern ab, die beiden Blepharoplasten rücken in denselben hinein und

verschmelzen miteinander. Wir haben dann das Stadium des Ookineten erreicht, von dem wir bei unseren Betrachtungen ausgingen. Der Zeugungskreis ist hiermit geschlossen.

Auf die theoretische Verwertung der Befunde für das Problem der Befruchtung und Vererbung werde ich in der ausführlicheren Arbeit näher eingehen. Im allgemeinen stimmen die Resultate gut überein mit meinen früheren Untersuchungen an Rhizopoden, sie bilden aber auch eine Brücke für das Verständnis der Infusorienkonjugation im Vergleich mit der Befruchtung der Metazoen.

Nachdem wir die Veränderungen der Parasiten selbst während ihrer Entwicklungsgeschichte in kurzen Zügen kennen gelernt haben, ist es noch notwendig, ihr Verhalten gegenüber den Wirtstieren zu besprechen, und zwar zunächst ihre Wanderung durch den Körper der Mücke. Bevor ich dieses tue, teile ich noch einige Notizen über den Bau und die Physiologie der Mücke mit.

i) Anatomische und histologische Notizen über Culex pipiens.

Für das Verständnis der Anpassungen des Parasiten an den Wirt und seine Wanderungen in demselben scheint es mir notwendig, einige Bemerkungen über den feineren Bau der in Betracht kommenden Organe der Mücke vorauszuschicken. Viel neues habe ich darüber nicht zu sagen, da das Culex-Weibchen bis in die meisten Einzelheiten mit dem auf Veranlassung der Malariaforschung recht genau studierten Anopheles-Weibchen übereinstimmt. Außer bei Grassi[1]) findet man bei Christophers[2]) eine Übersicht der Anatomie und Histologie dieser Mücke. Ich gebe daher, ohne hier auf die Literatur über dieses Gebiet der Insektenanatomie eingehen zu können, nur eine kurze Schilderung der Körperteile von Culex, die für die Trypanosomen- und Spirochaete-Infektion Bedeutung haben, das sind 1. der Stechapparat, durch den die Parasiten aus dem Blut des ersten Wirtes aufgenommen und wieder entleert werden, 2. der Darmkanal, in dessen verschiedenen Teilen und Anhängen ihre Entwicklung, Vermehrung und Wanderung erfolgt, 3. das Gefäßsystem, dessen Hauptteil, das Herz, sie durchwandern, und endlich die Eierstöcke, in welche die Parasiten ebenfalls unter Umständen eindringen, um die neue Mückengeneration zu infizieren.

I. Der Stechapparat.

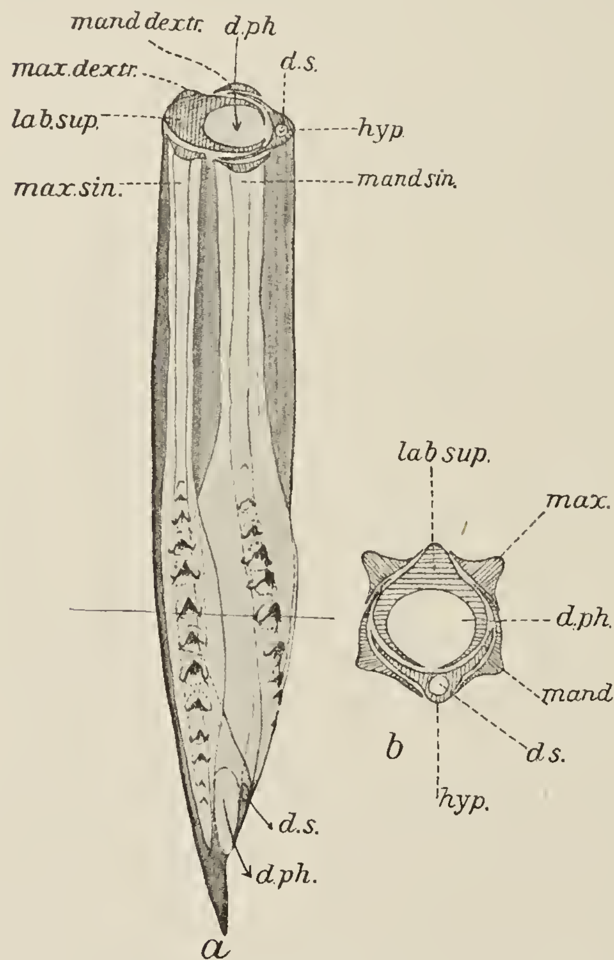
Die Mundteile der Mücke sind durch röhrenförmige und stiletartige Umbildung zu einem komplizierten Stech- und Saugorgan vereinigt. Von den 7 Teilen dieses Apparates sind 3 röhrenförmig, 4 stiletartig. 6 Teile bilden das eigentliche Stech- und Saugorgan, während der 7. als Schutzhülle für die ersteren ausgebildet ist. Wir beginnen mit dieser Hülle, der Unterlippe (labium). Sie stellt eine dorsal offene Chitinröhre dar, die während der Ruhe die übrigen Teile umhüllt. Sie ist etwas länger als der Stechapparat und endigt distal mit einer eichelförmigen, abgesetzten Verdickung, der Olive, die in zwei laterale Lappen, die Halboliven, und ein kürzeres medianes Zäpfchen, das Züngelchen gespalten ist. Beim Stich dringt die Unterlippe nicht mit in die Haut ein, sondern die Olive befestigt sich an der Einstichstelle in der Weise, daß das dicht behaarte Züngelchen fest auf die Haut gepreßt wird, während die Olivenhälften den Stechapparat umfassen (vgl. Fig. 11); so wird die Einstichstelle fixiert und eine feste Verbindung

---

[1]) Grassi, B., Die Malaria. II. Aufl. Jena (Gustav Fischer) 1901.

[2]) Christophers, S. R., The Anatomy and Histology of the adult femal Mosquito, in: Reports to the Malaria Committee of the Royal Society. IV. Ser. 1901.

des Rüssels mit der Haut hergestellt. Beim Einsenken der Stilete in die Haut gleiten sie durch den Ring der Halboliven und haben so eine feste Führung. Da die Unterlippe an ihren beiden Enden mit dem Stiletapparat verbunden ist, muß sie sich beim Eindringen des letzteren krümmen; die Stilete, die zusammen steifer sind, bleiben grade und treten aus dem dorsalen Spalt der Unterlippenröhre heraus. Die Krümmung der Röhre, deren Konvexität ventral gerichtet ist, geht schließlich in eine scharfe Knickung über, deren Winkel von der Tiefe des Eindringens der Stilete bestimmt wird. Letztere dringen bis zur Hälfte, ja selbst zwei Drittel ihrer Länge in die Haut ein; in diesem Falle erscheint das Labium an der Beugungsstelle ganz spitz geknickt und auf sich selbst zurückgelegt. Beim Herausziehen des Stechapparates dürfte die elastische Röhre als Hebel funktionieren.



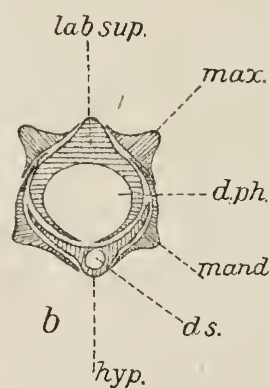


Fig. 10*a*. Spitze des Stechapparates von Culex pipiens. (Schematisch.)

d. ph. Fortsetzung der Pharynx im Rüssel,
d. s. Ausführungsgang der Speicheldrüsen,
hyp. Hypopharynx,
lab. sup. Oberlippe,
mand. dextr. rechte Mandibel,
mand. sin. linke Mandibel,
max. dextr. rechte Maxille,
max. sin. linke Maxille.

Fig. 10*b*. Querschnitt durch den Stechapparat von Culex pipiens, etwa an der in Fig. 10*a* durch den Querstrich gekennzeichneten Stelle. Buchstaben-Erklärung wie bei 10*a* (schematisch).

Wir wenden uns nun zum eigentlichen Stechapparat, der von der Oberlippe, dem Hypopharynx, den paarigen Mandibeln und Maxillen gebildet wird. Zum Verständnis der Lagerung dieser Teile zueinander können die Figuren 10*a* und *b* dienen. Die Oberlippe stellt den umfangreichsten Teil dar, sie liegt dorsal und bildet eine ventral spaltförmig offene Röhre, sie ist der längste der Teile und überragt mit ihrer distalen scharfen, etwas ventralwärts gekrümmten Spitze die anderen (Fig. 10*a*). Über ihren ventralen Spalt legt sich der ebenfalls blattartig verbreiterte Hypopharynx; so wird eine geschlossene Röhre gebildet, die zur Aufnahme des Blutes beim Saugen dient und sich direkt in die Mundhöhle fortsetzt. Vor dem Saugakt werden durch diese Röhre die Gase der Vorderdarmdivertikel (sog. Saugmagen) entleert, hierbei treten, wie wir sehen werden, die Trypanosomen in dieselbe und werden in das Blut befördert. In dem verdickten Teile des Hypopharynx verläuft eine engere ringsgeschlossene Röhre, die als Ausführungsgang der Speicheldrüsen dient. Den Weg durch diesen Kanal können die Flagellaten der Spirochaete ziemanni in seltenen Fällen nehmen. Wie Fig. 10*a* zeigt, endigt der Hypopharynx ebenfalls mit feiner, durch dunkleres Chitin verstärkter Spitze vor der Oberlippe. Die beiden distalen Röhrenöffnungen liegen dicht beieinander. Die beiden Maxillen verlaufen auf der dorso-lateralen Seite der Oberlippe, während auf der ventro-lateralen die Mandibeln sich blattartig auf den Hypopharynx lagern (Fig. 10*a*). Maxillen und Mandibeln sind an ihren Enden lanzettartig verbreitert, die letzteren stärker, auf der verdickten Mittelrippe des Lanzettblattes sitzen Widerhaken, deren Spitzen proximal gerichtet sind; auf den Maxillen sind sie stärker und zahlreicher ausgebildet, als auf den Mandibeln; sie dürften beim Eindringen sägende Funktion ausüben und dann zur Verankerung des Stechapparates in der Haut dienen. Die genauere Lage

ist aus der Fig. 10*a* ersichtlich. Aus dem Querschnitt in Fig. 10*b* dürfte die ganze Konfiguration des Apparates noch klarer werden.

II. Der Darmkanal.

Der Darmkanal wird in drei Hauptabschnitte, Vorder-, Mittel- und Enddarm, eingeteilt; die Lage dieser Teile ist aus der schematischen Fig. 11 ersichtlich. Der Vorderdarm besteht aus der Mundhöhle, die sich in den Pharynx fortsetzt und dem Ösophagus; von ihm durch eine Klappe getrennt, beginnt der Mitteldarm mit einem, durch eine Einstülpung des Ösophagus

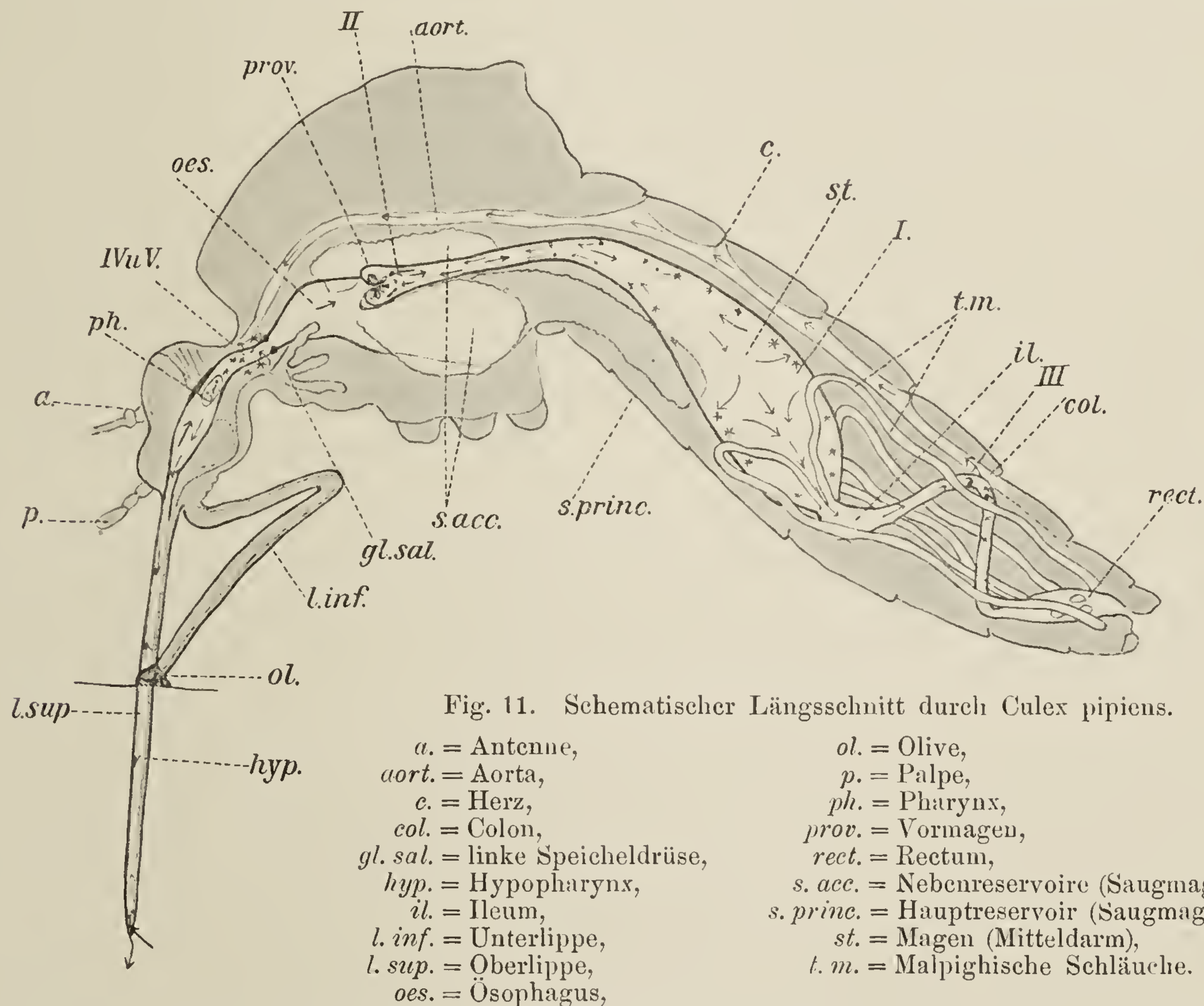


Fig. 11. Schematischer Längsschnitt durch Culex pipiens.

a. = Antenne,
aort. = Aorta,
c. = Herz,
col. = Colon,
gl. sal. = linke Speicheldrüse,
hyp. = Hypopharynx,
il. = Ileum,
l. inf. = Unterlippe,
l. sup. = Oberlippe,
oes. = Ösophagus,
ol. = Olive,
p. = Palpe,
ph. = Pharynx,
prov. = Vormagen,
rect. = Rectum,
s. acc. = Nebenreservoire (Saugmagen),
s. princ. = Hauptreservoir (Saugmagen),
st. = Magen (Mitteldarm),
t. m. = Malpighische Schläuche.

Die Pfeile deuten die Richtung der Wanderung der Trypanosomen an, die Ziffern *I—V* die Ruhe- und Vermehrungs-Perioden.

verdickten, mit Blindsäckchen besetzten Kopfabschnitt, der von Christophers mit dem Proventriculus der anderen Insekten homologisiert wird, daran schließt sich ein dünner, langgestreckter, dorsalwärts gekrümmter Halsteil, dem der erweiterte, auch als Magen bezeichnete Abschnitt folgt. Der Hinterdarm, der vom Magen durch eine ringförmige Einschnürung abgegrenzt ist, besitzt einen erweiterten, als Ileum bezeichneten vorderen Abschnitt, dann folgt mit einer dorsal gerichteten Schlinge das Colon, dem sich das erweiterte Rectum anschließt.

Vorder- und Hinterdarm dokumentieren ihre ektodermale Herkunft durch eine Chitinauskleidung, wie ich im Gegensatz zu Christophers beobachtet habe. Als Darmadnexen finden sich die paarigen Speicheldrüsen, die 3 Saugmagen und die 5 Malpighischen Schläuche.

Wir wenden uns nun zu einer genaueren Besprechung des Baues dieser Abschnitte.

1. Der Vorderdarm.

Die bei Besprechung des Stechapparates geschilderte breite Röhre der Oberlippe setzt sich direkt in die Mundhöhle fort; letztere ist eine mit dicker chitiniger Intima versehene Erweiterung dieser Röhre. Am Boden des vordersten Abschnittes ist die Chitinschicht von feinen senkrechten Kanälchen durchsetzt. In jedem dieser Röhrchen steckt eine feine haarförmige Zelle, die mit einer Nervenfaser des unteren Schlundganglion in Verbindung steht. Nach der Mundhöhle zu erweitert sich die Chitinröhre trichterartig, nur das freie Ende der Zelle ragt als äußerst zartes Kölbchen etwas über die Oberfläche hervor. Da diese Gebilde sehr klein sind und beim Schneiden gerade diese dicke Chitinlage der Mundhöhle Schwierigkeiten bereitet, konnte ich bisher noch nichts Genaueres über den feineren Bau dieser Organe ermitteln. Das Mitgeteilte dürfte aber genügen, um sie als Sinnesorgane ansprechen zu können. Da wir wissen, daß die Mücken ein feines Geschmacksunterscheidungsvermögen[1]) besitzen, liegt es am nächsten, dieses Feld von Sinneszellen als Geschmacksorgan zu deuten; erwähnt sei noch, daß es sich vom vordersten Ende der Mundhöhle bis zum Durchtritt des Vorderdarms durch das Gehirn erstreckt. Die chitinige Auskleidung des Pharynx behält ihre Dicke auch noch während des Verlaufs durch den Schlundring, der vom oberen und unteren Schlundganglion und ihren lateralen Kommissuren gebildet wird. Die Epithelschicht dieses Teiles des Vorderdarmes beansprucht kein besonderes Interesse, sie besteht aus einer einfachen Lage kubischer oder mehr oder weniger abgeplatteter Zellen. —

Bald nach dem Austritt aus dem Schlundring erweitert sich der Pharynx zum Pumporgan, das bei dem Aufsaugen des Blutes eine wichtige Rolle spielt. Eine gute Beschreibung dieses Apparates bei Anopheles findet sich in der Arbeit von Christophers, ich kann sie für Culex bestätigen. Der Pharynx ist hier im Querschnitt dreieckig; dies wird bedingt durch die Einlagerung von 3 dicken Chitinplatten in die Wand, die durch eingerollte dünnhäutige, ausdehnungsfähige Wandteile verbunden sind. Diese Chitinleisten, 1 dorsale und 2 ventro-laterale dienen als Ansatz für 3 kräftige Muskeln, deren andere Enden an dem Chitinpanzer des Kopfes (1 dorsal, 2 lateral) befestigt sind. Bei ihrer Kontraktion wird der Pharynx erweitert, es entsteht hier beim Stich ein luftverdünnter Raum, in den das Blut aus dem Rüssel eingesogen wird. Hinter dem Pumporgan wird die Chitin-intima des Pharynx schwächer, um so stärker beginnt sich dafür eine Ring- und Längsmuskulatur des Darmes zu entwickeln. Dieser Teil leitet die mit Hilfe des Pumporgans herbeigeführte Nahrung durch rythmische peristaltische Bewegungen, die von vorn nach hinten laufen, weiter und ergießt sie in den Ösophagus mit seinen 3 großen Aussackungen, den sogenannten Saugmagen, die aber diesen Namen mit Unrecht tragen dürften, da sie mit dem Saugen nichts zu tun haben; bei der Besprechung der Mechanik des Blutsaugens komme ich näher auf diese Frage zurück. Die Grenze zwischen Pharynx und Ösophagus bildet eine ringförmige Einschnürung der Darmröhre, bedingt durch besonders starke Entwicklung der Ringmuskulatur, die als Klappe funktioniert; sie wird bei der Expansion des Pumporgans geschlossen, bei der Kontraktion geöffnet; ich will sie künftig als Pharynxklappe bezeichnen. Der anfangs dünne Halsteil des Ösophagus, der hinter der Klappe mit ziemlich großen kubischen oder sogar zylindrischen Zellen ausgekleidet ist, die eine dünne, helle Chitincuticula aufweisen, erweitert sich bald zu einem großen Reservoir. sein Epithel wird etwas

[1]) Vgl. Grassi (1901), S. 94.

niedriger, um in den 3 Aussackungen ganz platt zu werden. Die Chitin-intima ist aber in diesen Säcken wieder kräftiger entwickelt. Die am Ösophagus schwächer als am Pharynx ausgebildete Muskulatur findet sich in den 3 Reservoiren noch schwächer entwickelt. Die Lage dieser Aussackungen des Ösophagus ist aus der schematischen Fig. 11 ersichtlich. Wir finden gewöhnlich ein großes, ventrales Hauptreservoir und zwei laterale kleinere Nebenreservoire. Nur in seltenen Fällen war diese Differenz nicht wahrzunehmen, dann waren alle 3 Aussackungen annähernd gleich groß; häufiger tritt der Fall ein, daß eines der Nebenreservoire (oder selten beide) ganz verkümmert erscheinen und nur als kleine Ausbuchtungen des Ösophagus noch zu erkennen sind. Die Reservoire enthalten gewöhnlich ein Gas in großen Blasen und spärliche Flüssigkeit, sind aber im übrigen zusammengefaltet, nur beim Saugakt selbst erscheinen sie mit Blut gefüllt, unmittelbar nach Beendigung des Saugens fand ich in ihnen stets nur wenige Blutkörperchen, dagegen wieder Gas in Form von Blasen. Ein Inhaltsgebilde, das ich niemals vermißt habe, sind aber Sproßpilzzellen; oft finde ich sie in großer Menge, in anderen Fällen ganz spärlich, und zwar liegt hier eine gewisse Gesetzmäßigkeit vor; unmittelbar nach dem Saugen sind stets nur spärliche Individuen von ovaler oder bohnenförmiger Gestalt vorhanden. Während der Verdauung des Blutes im Magen nehmen sie zu, werden nach Beendigung der Verdauung sehr reichlich und bilden oft sogar einen dichten Überzug der Wand und zwar in allen Stadien der Proliferation. Ja auch bei den eben ausgeschlüpften Mücken (sowohl Culex als Anopheles) habe ich diese Parasiten nie vermißt, wenn ich auch oft lange danach suchen mußte. Man kann sie aber bei den neuausgeschlüpften Mücken leicht nachweisen, indem man sie durch Ernährung der Mücke mit Zuckerwasser oder Fruchtsäften zu lebhafterer Vermehrung zwingt. Ich habe auf Grund zahlreicher Beobachtungen die Überzeugung gewonnen, daß diese Hefepilze ständige Kommensalen der Mücke sind. In den Nymphen und selbst Larven fand ich sie auch bereits, bei letzteren im Darm. Auf ihren Bau und ihre Entwicklung hoffe ich später an einem anderen Orte zurückzukommen. Ich halte sie für die Produzenten des Gases in den Reservoiren, das ich demnach für Kohlensäure anspreche.

Näher komme ich in dem Abschnitt über die Physiologie der Ernährung auf diese Gebilde und ihre Bedeutung für den Wirt zurück. Hier sei nur beiläufig erwähnt, daß diese Pilze, wenn sie zu reichlich ernährt werden (z. B. bei längerer ausschließlicher Fütterung der Mücken mit zuckerhaltigen Flüssigkeiten, wie Fruchtsäften usw.) sich oft so stark vermehren, daß sie den ganzen Darm des Tieres vollstopfen und bei geschwächter Konstitution des Wirtes unter Gasentwicklung denselben töten. Die Mücken sehen dann schon äußerlich ganz gedunsen aus. Der Darm ist kolossal erweitert.

Besondere Wichtigkeit für die Infektion mit Trypanosoma noctuae besitzt der nun folgende Teil des Ösophagus bis zur Grenze des Mitteldarms. Das Epithel dieses Teiles ist wieder dicker, die Zellen sind sukkulenter und nehmen mit Hämatoxylin und anderen Farbstoffen eine dunklere Färbung an. Beim nüchternen Insekt ist der Endteil des Ösophagus stets mehr oder weniger tief in den Kopfteil des Mitteldarms eingestülpt. Besser als eine lange Beschreibung illustriert die beistehende Fig. 12 dieses Verhalten. Die Zahl der Falten und Buchten dieses Organs ist variabel. Die Figur stellt etwa einen mittleren Befund dar. An der Übergangsstelle des Ösophagus in den Mitteldarm ist ein sehr dicker Ring (*m. c.*) von Muskelfasern ausgebildet, der in Verbindung mit der Invagination einen festen Verschluß darstellt. Bei der Aufnahme des Blutes aus den Reservoiren in den Mitteldarm wird dieser Verschluß geöffnet, indem die Längsmuskulatur des Ösophagus sich kontrahiert; der eingestülpte Teil wird aus dem Muskelring herausgezogen und als weiter Vormagen oder Kropf vom Blut aufgebläht (vgl. das Schema

in Figur 13). Die Kontraktion der Längsmuskulatur des Mitteldarms und Ösophagus erweitert den Verschlußring noch mehr und gestattet den Eintritt des Blutes in den Mitteldarm. Der kropfartig erweiterte Teil des Vormagens umhüllt das Blut mit einer feinen gallertigen Schicht, einem chitinähnlichen Umwandlungsprodukt der Cuticula seiner Epithelzellen (Fig. 13*h*.). Diese Vorgänge kann man leicht ermitteln, wenn man die Mücke gleich nach Beginn des Saugens tötet. Wenn der Darm erst gefüllt ist, zeigt er sich so gebläht, daß das Epithel und die Gallertschicht zu einer ganz dünnen Lage vereinigt ist und man Mühe hat, diese Teile zu unterscheiden. Sicher ist aber, daß auch bei Culex (sowie Anopheles) die Nahrung nicht direkt die Epithelzellen des Mitteldarms berührt, sondern wie bei anderen Insekten durch eine gallertige Chitinschicht getrennt ist. Nach meinen Untersuchungen besteht die Funktion des Vormagens darin, diese Schicht zu liefern.

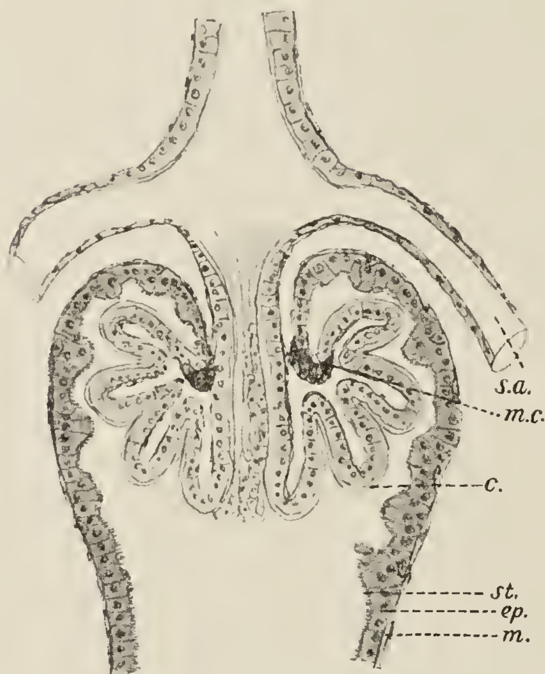


Fig. 12. Schematischer Längsschnitt durch den Anfangsteil des Mitteldarms.

ep. = Epithelzellen,
c. = chitinige Intima,
m. = Muscularis,
m. c. = Ringmuskel, der die Grenze des Vorderdarms gegen den Mitteldarm bildet,
s. a. = rechtes accessorisches Saugmagendivertikel,
st. = Stäbchenschaum.



Fig. 13. Schema zur Erläuterung der Vorgänge beim Eintritt des Blutes aus den Reservoiren in den Vormagen und Mitteldarm.

ch. = Gallertige Hülle um den Blutbrei,
m. c. = Ringmuskel,
prov. = Vormagen,
s. a. = linkes Divertikel des Saugmagens,
st. = Mitteldarm.

Der Mitteldarm ist durch den Besitz von großen, sukkulenten, grob granulierten, dunkel färbbaren Epithelzellen von Drüsencharakter ausgezeichnet; die nach dem Darmlumen gerichtete Fläche der Zellen trägt im Gegensatz zu den Zellen des Vorderdarms Stäbchensäume. Dieser Gegensatz tritt sofort an der Grenze des Mitteldarms vom Ösophagus an dem Verschlußring hervor (Fig. 12 *m. c.*). Das Plasma der Zellen ist alveolär, die Alveolenzüge sind mehr oder weniger deutlich senkrecht zur Oberfläche gerichtet. Der Kern ist groß und chromatinreich. Das Epithel ist einschichtig, die Zellen beim nüchternen Insekt kubisch bis zylindrisch, beim vollgesogenen stark abgeplattet. Größere Differenzen im Charakter des Epithel zwischen dem vorderen dünnen Halsteil und dem erweiterten Magenabschnitt des Mitteldarms bestehen nicht. Während bei Anopheles im vordersten Teil des Mitteldarms eine Anzahl deutliche, kryptenähnliche Einbuchtungen der Wand fast stets wahrzunehmen sind, sieht man bei Culex nur selten spärliche Andeutungen dieser Differenzierung (Fig. 12). Der Verlauf des Halsteils, der einen längeren aufsteigenden und kürzeren absteigenden Schenkel aufweist, ist aus Fig. 11 ersichtlich. Die Muskularis des Mitteldarms ist schwächer entwickelt als beim Vorderdarm. Eine genaue Schilderung der Tunica elasticomuscularis des Anopheles hat Grassi gegeben, sie kann auch für Culex gelten. Ebenso wie dort sind die Muskelfasern in eine bindegewebige Gallertschicht eingebettet und bilden ein mehr oder weniger weitmaschiges Netzwerk von längs- und quergerichteten Fibrillen.

Die Grenze des Mitteldarms gegen den Enddarm wird

durch eine ringförmige Einschnürung gebildet, die durch starke Entwicklung der Ringmuskulatur bedingt wird. Der Mitteldarm kann hier ganz abgeschlossen werden.

Der vorderste Abschnitt des Enddarms, das Ileum nimmt gleich hinter der Klappe die Mündungen der 5 Malpighischen Schläuche auf, erweitert sich dann und steigt in steilem Bogen dorsal auf. Es ist ein muskuläres Organ, die Längs- und Quermuskulatur ist außerordentlich kräftig entwickelt, während die Epithelzellen niedrig und klein sind. Sofort hinter dem Mitteldarm beginnt die Bekleidung des Epithels mit einer chitinösen Cuticula; die den ganzen Enddarm auskleidet, aber im Ileum am stärksten ist; die Längs- und Quermuskelfasern der Tunica elastico-muskularis inserieren, indem sie zwischen die Epithelzellen eindringen an leistenartigen interzellularen Verdickungen der Cuticula, die diesem ganzen Darmabschnitt ein sehr charakteristisches, faseriges Gepräge geben. Er führt im Leben sehr energische peristaltische Bewegungen aus, die von vorn nach hinten verlaufen.

Das Colon ist der längste und dünnste Teil des Enddarms; es bildet in seinem Verlauf eine deutliche, zuerst von Basili nachgewiesene dorsale Schlinge (vgl. Fig. 11). Das Ileum ist nicht scharf gegen das Colon abgegrenzt, allmählich nimmt die starke Ausbildung der Muskulatur und der chitinösen Intima ab, während die Epithelzellen breiter und sukkulenter werden. An der Basilischen Schlinge ist das Epithel am höchsten, das Lumen des Kanals am engsten, die Cuticula am schwächsten entwickelt. Wir werden sehen, daß diese Stelle für die Infektion mit Trypanosoma noctuae besondere Bedeutung hat. Im absteigenden Ast des Colons wird die Cuticula wieder dicker gegen das Rectum zu. Das letztere ist stark erweitert, besitzt wieder wie das Ileum eine starke Muskulatur mit Chitinleisten und ist durch 6 Epithelverdickungen sogen. Rectaldrüsen ausgezeichnet.

Die Malpighischen Schläuche, deren Lage aus Fig. 11 ersichtlich ist, werden von dicken, körnchenreichen Zellen ausgekleidet, die einen Saum langer Stäbchen und einen sehr großen chromatinreichen Kern besitzen. Das Plasma ist gröber oder feiner alveolär und die Alveolen in Längsreihen senkrecht zum Lumen der Röhre angeordnet; während der Ruhe enthalten sie Flüssigkeit, bei der Exkretion kuglige Körperchen, die dann auch im Lumen des Kanals zu finden sind. Letzterer ist sehr eng und spiralig gewunden, was dadurch bedingt ist, daß die Zellen der Wand in der Mitte bauchig erweitert sind und je zwei oder drei von ihnen alternierend das Lumen umgeben. Auf dem Querschnitt erhält man also nur eine Zelle in ihrer größten Breite, die zweite in mittlerer Breite und die dritte nur als schmale Spitze, der Kanal ist gegen diesen schmalen Teil der Wand gedrängt, im nächsten Schnitt ist von der ersten Zelle die mittlere Breite, von der zweiten die Spitze und von der dritten die größte Breite getroffen, der Kanal ist nach der zweiten Zelle gedreht usw. Das blinde Ende der Kanäle ist mittels Tracheenverästelungen am Rectum lose befestigt.

Die Speicheldrüsen sind durch die neuere Malariaforschung so in den Vordergrund getreten, daß sie als die am genauesten bekannten Teile des Mückenkörpers betrachtet werden können; Grassi hat sie bei Anopheles eingehend beschrieben und Christophers auch auf die Unterschiede von Culex und Anopheles aufmerksam gemacht, ich setze daher ihren feineren Bau als bekannt voraus.

Das Blutgefäßsystem der Mücke ist sehr schwer zu studieren, da die Elemente desselben außerordentlich zartwandig sind. Selbst bei dem großen dorsalen, als Herz bezeichneten Gefäß ist Anfang und Ende schwer zu ermitteln. Um den Mitteldarm, besonders seinen dorsalen Teil erstreckt sich als große Lacune ein Blutsinus, dessen Inhalt durch die lateralen Spalten des Herzens (in jedem Segment je ein Paar) aufgenommen wird. Das Herz mit seinen vorderen

Verlängerungen, der Aorta und ihren Ästen sind die einzigen Teile des Gefäßsystems, die eine eigene Wand besitzen. Dieselbe besteht aus einer äußerst dünnen mit platten Zellkernen besetzten inneren Schicht, bei der man keine Zellgrenzen erkennen kann und einer Muskulatur von zarten Ring- und Längsfasern, die in jedem Segment des Abdomens mit den bekannten zur Körperwand laufenden paarigen Flügelmuskeln in Verbindung stehen. Auf der äußeren Oberfläche des Herzens, zwischen den mannigfaltig verästelten Muskelfibrillen liegen die sog. Perikardialzellen, riesige körnerreiche amoeboide Zellen mit einem oder mehreren Kernen; in letzterem Falle zeigen manche Kerne körnigen Zerfall. Das Herz scheint nur hinten blind zu endigen, und zwar etwas hinter der Schlinge des Colon; die Perikardialzellen lassen sich aber oft noch bis zum Rectum verfolgen. Nach vorne behält das Herz im ganzen Abdomen die Gestalt eines breiten Schlauches, die Spalten und Flügelmuskeln hören aber schon im zweiten Abdominalsegment, also etwa am Beginn des Magens auf. Im Thorax verdünnt sich der Schlauch zur Aorta und läuft dorsal vom Darm bis in den Kopf, vor dem Eintritt in den Hals gibt der Hauptstamm vier Äste ab, von denen zwei zu den Speicheldrüsen verlaufen und dort in das Lacunom sich auflösen, während 2 bis in die Nähe des Pumporgans zu beiden Seiten des Ösophagus zu verfolgen sind. Die Pulsationen des Herzens kann man bei der lebenden nüchternen Mücke (man nehme eine alte, die schon ihre Hautbeschuppung stark abgescheuert hat) unter dem Mikroskop, bei starker künstlicher Durchleuchtung des Körpers sehr gut verfolgen. Sie verlaufen als starke kontraktorische Wellen 4—5 mal von hinten nach vorne, um dann nach einem Stillstand von etwa 3 Sekunden wieder zu beginnen. Während des Stillstandes erfolgt die Kontraktion des ganzen Abdomens, welche die Atmung bewerkstelligt und gleich darauf verlaufen über das Ileum die peristaltischen Bewegungen von vorn nach hinten, an die sich dann wieder die Pulsationen des Herzens anschließen. Leider kann man den Teil des Pharynx, der ebenfalls imstande ist, peristaltische Bewegungen von vorn nach hinten auszuführen, nicht beim lebenden Tier erkennen. Wenn er ebenfalls rhytmisch mit dem Herzen pulsieren würde, hätten wir einen vollständigen Kreislauf. Die Tatsache, daß der herauspräparierte Pharynx in Kochsalzlösung noch lange seine regelmäßigen Pulsationen fortsetzt, macht diese Vorstellung recht plausibel.

Die weiblichen Genitalorgane kann ich erst in der ausführlichen Arbeit, bei der speziellen Schilderung der Vererbung der Parasiten genauer besprechen, da dies ohne eine größere Anzahl Abbildungen nicht möglich ist und diese gleich mit den Parasiten dargestellt werden können. Zur oberflächlichen Orientierung genügen die Angaben von Christophers, eine genauere Arbeit über dieses Thema liegt seit kurzem von Kulagin[1]) vor.

k) Physiologische Bemerkungen über Culex pipiens.

Nachdem wir den Bau des Verdauungsapparates von Culex in Kürze kennen gelernt haben, müssen wir für das Verständnis der Infektion uns einige Vorstellungen über den Gang der Nahrung durch den Körper der Mücke bilden, da mit derselben auch die Parasiten wandern. Leider sind unsere Kenntnisse hierüber noch sehr gering, ich muß daher meine persönlichen Vorstellungen, die ich auf Grund eigener Beobachtungen und durch Schlußfolgerungen aus dem Bau der Organe gewonnen habe, etwas näher darlegen, eine ausführliche Begründung gehört nicht in den Rahmen dieser Protozoenarbeit, ich hoffe sie später gesondert zu geben.

---

[1]) Kulagin, N., Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, S. 578—597, Tafel 44, 1901.

I. Die Nahrungsaufnahme.

Die Nahrung des Culex-Weibchens besteht normalerweise aus Blut. Dasselbe wird beim Stich aufgenommen. Zur Beobachtung des Stechens setze man das Gläschen mit dem Tiere auf die Oberfläche der Hand und binde es am besten an der Hand fest, doch stecke man unter den aufsitzenden Rand des Gläschens ein Stückchen Holz oder Papier, damit das Tier genügend Luft hat. Nun bringt man die Hand unter das Braus-Drünersche binokuläre Mikroskop und kann dann die Bewegungen des Tieres beim Stich sehr genau verfolgen. Die Culex-Weibchen stechen meist nur wenn sie ganz nüchtern sind und bevorzugen hierzu die Zeit der Morgen- und Abenddämmerung. Manche stechen den Menschen wie es scheint überhaupt nicht, während sie an die Vögel gleich gehen und umgekehrt.

1. Das Aufsuchen der geeigneten Stelle zum Einstechen.

Nachdem die Mücke auf der Hand zur Ruhe gekommen ist, führt sie mit dem Rüssel tastende Bewegungen aus, die Antennen sind hierbei nicht auf der Haut. Man bemerkt wie die Olivenhälften und besonders das Züngelchen an der Spitze der Unterlippe fortwährend in lebhafter auf- und niedersteigender Bewegung sind, die man fast mit Vibrieren bezeichnen könnte, plötzlich werden sie höher emporgezogen, die Spitze der Oberlippe erscheint und sticht mit einem Ruck in eine Spalte der Oberhaut; während dieses Aufsuchens der Einstichstelle hat das Tier seine beiden Hinterbeine emporgehoben und bogenförmig in die Höhe gekrümmt, die Mücke balanziert nur auf den beiden vorderen Beinpaaren.

2. Der Einstich.

Allmählich dringt das Stiletbündel in die Tiefe der Haut, hierbei sieht man deutlich die Mandibeln und Maxillen rasche auf- und niedergleitende Bewegungen ausführen, die augenscheinlich dazu dienen, vermittels der sägeartigen distalen Teile dieser Stilete die Wunde zu erweitern. Die Unterlippe knickt in der früher besprochenen Weise um und wenn der Rüssel bis zur Hälfte oder zwei Drittel seiner Länge eingedrungen ist, tritt Ruhe in dem Stiletbündel ein; während des Einstechens hat sich der Körper der Mücke beträchtlich der Haut genähert, meist liegt derselben das hintere Ende des Abdomens auf.

3. Die Entleerung der Gasbehälter.

Um diesen Vorgang zu verstehen, muß man das Abdomen beim Einstich im Auge behalten. Man achte genau auf die Kontraktionen und Expansionen des Körpers beim Atmen; während der Körper sich auf die Haut beim Eindringen der Stilete niedersenkt, erfolgen die Atembewegungen gleichmäßig und schwach, plötzlich sieht man eine gewaltsame starke Kontraktion des ganzen Abdomens. Diese dürfte bewirken, daß das Blut im Körper der Mücke sich nach vorne anstaut und auf die mit Gas gefüllten Ösophagusdivertikel sowie auf die Speicheldrüsen drückt und ihren Inhalt, soweit er gasförmig oder flüssig ist, entleert[1]); auch feste Körper, die in diesen Flüssigkeiten frei suspendiert sind, werden natürlich mitgeführt. ebenso wird alles, was die Ausführungsgänge dieser Höhlen verstopft, mit herausgedrückt und

[1]) Erwähnt sei, daß man diese gewaltsame erste Kontraktion des Körpers nicht beobachtet bei Mücken, die Wasser oder andere Flüssigkeiten saugen.

in die Haut befördert. Die Gasbehälter werden, wie die Untersuchung des Tieres in diesem Zustande des Saugens beweist, bis auf wenige Blasen geleert; die Speicheldrüsen hingegen nicht merklich verändert, die entleerte Sekretmenge dürfte minimal sein. Fragen wir uns nun, was die gewaltsame Kontraktion des Körpers bewirkt haben kann, so lag es wohl am nächsten, folgenden Gedankengang experimentell zu prüfen. Je mehr die Mücke sich der Haut näherte, desto mehr kam sie in eine kohlensäurereichere Atmosphäre, denn wir wissen, daß auf unserer Haut ein dickerer oder dünnerer Kohlensäuremantel lagert. Bei den Atembewegungen nahm die Mücke allmählich von allen Seiten die kohlensäurereichere Luft auf, die dann die Muskulatur des Körpers, welche ja von den Tracheen umsponnen ist, reizte und zu der durchaus zweckmäßigen, d. h. zur Entfernung der Kohlensäure aus den Tracheen dienenden heftigen Kontraktion führte. Die Beschleunigung der Atmung hält zwar an, solange das Tier auf der Haut sitzt, das heißt, solange es saugt, aber so heftig sind die Bewegungen nicht mehr, wie beim ersten Ausatmen. Um diesen Gedankengang experimentell zu prüfen, brachte ich eine nüchterne, lebensfrische Mücke unter ein Deckglas auf den hohlgeschliffenen Objektträger, der Rüssel wurde vorsichtig, ohne daß eine Knickung oder ein starker Druck erfolgte, unter dem Rand des Deckglases vorgezogen und in ein Töpfchen Glyzerin getaucht, das dann mit einem zweiten, gut unterstützten Deckglas bedeckt wurde, so konnte das Rüsselende mit starker Vergrößerung in einem flüssigen Medium betrachtet werden, während der übrige Mückenkörper freilag und nur durch den leichten Deckglasdruck in seiner Lage gehalten wurde. Das die Mücke bedeckende Glas war so gelagert, daß von der Höhlung des Objektträgers noch ein kleiner Spalt frei blieb, an den Rand dieses Spaltes brachte ich ein winziges Körnchen Kalk und betupfte es mit einer Spur Salzsäure. Die entstehende Kohlensäure konnte sich nun in die Höhlung des Objektträgers ergießen. Nach vielen vergeblichen Bemühungen gelang es mir auch wirklich, dreimal den gewünschten Effekt zu erzielen, die Mücke kontrahierte sich und entleerte das Gas, Sproßpilzzellen und viele kleine körnige Bildungen in das Glyzerin. Das Gas trat in Form von kleinen Bläschen heraus, die sich dann schnell zu einer großen Gasblase sammelten, auf deren Oberfläche durch die Spannung die festen Körper festgehalten wurden. In einem der beiden gelungenen Versuche löste sich die Gaskugel mit den Körpern von der Öffnung der Oberlippe ab, in dem zweiten Falle wurde sie sofort nach dem Austritt wieder eingezogen bis auf kleine abgesprengte Glasbläschen und vereinzelte Körnchen und Hefezellen. Beim dritten Mal war der Versuch mit einer infizierten Mücke zur richtigen Zeit gemacht, und zwar diente als Flüssigkeit in diesem Falle Kochsalzlösung. Die Parasiten wurden in großen Klumpen zuerst entleert und weit fortgeschleudert, ebenso heftig wurde das Gas dann zerstäubt. Auf diesen Fall komme ich in der ausführlichen Arbeit noch genauer zurück. Ich glaube es durch diese Versuche wahrscheinlich gemacht zu haben, daß der obige Gedankengang im wesentlichen richtig war; ob außer der Körperkontraktion noch andere Faktoren bei der Entleerung der Gasbehälter mitwirken, vermag ich nicht zu sagen. Die eigene Muskulatur dieser Bildungen ist, wie früher erwähnt wurde, nur sehr schwach entwickelt, und bei den Speicheldrüsen ist auch nichts über einen besonderen eigenen Entleerungsapparat bekannt.

Bevor wir den Saugakt weiter verfolgen, müssen wir noch eine Vorstellung über die Bedeutung der bei der ersten Kontraktion des Körpers entleerten Substanzen zu gewinnen suchen. Ich habe eine Reihe von Experimenten über die Wirkung des Speichelsekretes und des Inhaltes der Reservoire angestellt, bin aber noch nicht zu einem abschließenden Urteil gelangt.

Zunächst habe ich die Speicheldrüsen auf ihre etwaige Giftwirkung zu prüfen gesucht. Es ist ja bekannt, daß der Mückenstich eine mehr oder weniger heftige lokale Reizung der

Haut verursacht, die sich objektiv durch Rötung und Quaddelbildnng, sowie subjektiv durch heftigen Juckreiz bemerkbar macht. Wenn das Speicheldrüsensekret diese Erscheinungen bewirkt, dann müßte die Einführung der ganzen zerriebenen Speicheldrüse in die Haut dieselben noch steigern, da nachweislich beim Stich nur wenig vom Inhalt dieser Drüsen entleert wird. Ich habe wiederholt bei mir und Dr. von Prowazek die in geringen Mengen von Kochsalzlösung heraus präparierten Speicheldrüsen mit einer Nadel in die Haut eingeführt, nachdem ich vorher eine kleine Wunde gemacht hatte, aber niemals eine Spur der erwähnten Erscheinungen beobachtet, obwohl die Drüsen in der Haut nach ihrer Implantation sorgfältig verrieben waren. Meine Versuche, nachzuprüfen, ob das Speichelsekret vielleicht die Fähigkeit besitzt, die Gerinnung des Blutes zu verlangsamen, haben bisher noch keine einwandfreien Resultate gegeben, da ich die Mücke nicht ohne Flüssigkeit präparieren kann. Zuletzt habe ich die Speicheldrüsen in frischem Blutserum herauspräpariert, und nach ihrer Zertrümmerung in einer Glaskapillare aufgesogen, die soeben zur Hälfte mit frischem Blut gefüllt war. Nach 24 Stunden war das Blut zwar nicht ganz geronnen, aber etwa zur Hälfte; die meisten Blutkörperchen zeigten deutliche Zerfallserscheinungen, viele waren ganz gelöst. Diese Experimente müssen noch fortgesetzt werden; vorläufig wage ich kein sicheres Urteil über die Bedeutung des Speichels der Mücke abzugeben. Am wahrscheinlichsten scheint mir die Hypothese der verdauenden Wirkung, während ich geneigt bin, die Verhütung der schnellen Gerinnung dem Gas, welches die Ösophagus-Reservoire enthalten, zuzuschreiben, und zwar aus Gründen, die in der chemischen Natur desselben liegen. Ich komme damit zu den Versuchen über die Bestandteile des Inhaltes dieser Säcke. Wie früher geschildert wurde, enthalten dieselben bei der nüchternen Mücke stets ein Gas, eine spärliche Flüssigkeit und mehr oder weniger zahlreiche Sproßpilzzellen. Die letzteren hatten mich auf die Vermutung gebracht, daß das Gas Kohlensäure sein könnte. Dies wurde leicht durch die Trübung von Barytwasser unter dem Deckglas nachgewiesen. Um die Gasblasen in dem isolierten Reservoir tritt sofort ein dichter Körnchenniederschlag auf, wobei erstere schnell verschwinden. Wie oben schon angedeutet, vermute ich, daß die Kohlensäure die Gerinnung des Blutes, bis es zum Magen kommt, verhindert, indem sie die Trombocyten lähmt und damit an der Bildung der Fibrinfäden verhindert. Diese Idee wäre wohl nicht schwierig durch das Experiment zu prüfen, leider habe ich bisher noch keine Zeit dazu gefunden. Mit den Reservoiren, die ihrer Gasblasen beraubt waren, also nur noch die spärliche Flüssigkeit und die Hefezellen enthielten, habe ich nun dieselben Versuche gemacht wie mit den Speicheldrüsen Die Mücken werden lebend in Kochsalzlösung schnell präpariert. Sobald die Reservoire, die an ihren Glasblasen schon mit bloßem Auge leicht kenntlich sind, freiliegen, werden sie unter dem Mikroskop vorsichtig in toto vom Ösophagus abgeschnitten und schnell in einen reinen Tropfen Kochsalzlösung übertragen, hier wird ein kleiner Riß in die Wand des Sackes gemacht und das Gas durch vorsichtigen Druck entleert. Dann wurde mit einer reinen Nadel schnell durch Rotieren ein kleines trichterförmiges Loch in die obere Handfläche gemacht, das so tief war, daß gerade eine Spur Blut im Grunde sichtbar wurde, in diesen Trichter wurde das auf die Nadelspitze genommene Gasreservoir eingepflanzt und durch rotierende Bewegungen der Nadel zerdrückt und verrieben. Schon nach wenigen Sekunden merkt man den charakteristischen kribbelnden Reiz des Mückenstiches, und in kurzer Zeit tritt auch die Rötung und typische Quaddelbildung ein; meist viel heftiger als bei dem gewöhnlichen Mückenstich, auch hält die Quaddel länger an (bis 4 Tage nachweisbar) und juckt länger, was, wie wir sehen werden, davon abhängt, daß beim Mückenstich die meisten Sproßpilze wieder aufgesogen werden, während sie hier in der Wunde bleiben. Ich habe nicht nur mir, sondern auch meinem Assistenten Herrn

Dr. von Prowazek und anderen Herren wiederholt solche künstlichen Mückenstiche beigebracht, und zwar stets mit demselben Erfolg. Ja ich konnte sogar nachweisen, daß der Grad der Rötung und Quaddelbildung von der Menge der Hefepilze und ihres Enzyms abhängig ist. Bei der Injektion eines Sackes, der dicht mit Hefepilzen vollgestopft war, konnte ich bei mir eine fast 3 cm breite, dicke und schmerzhafte Hervorwölbung erzielen, die über eine Woche anhielt.

Nach diesen Versuchen glaube ich zu der Hypothese berechtigt zu sein, daß die Giftwirkung des Mückenstiches durch das Enzym eines kommensalen Pilzes erzielt wird. Dieser Pilz, der stets gefunden wurde, gehört, wie meine Beobachtungen lehren, in den Entwicklungskreis eines höheren, Mycel bildenden Myceten, der vielleicht in der Nähe der Entomophtoraceen gehören dürfte. Wie erwähnt, hoffe ich die Entwicklungsgeschichte dieses interessanten Kommensalen, der in gewissen Fällen für seinen Wirt gefahrbringend werden kann, zum Gegenstand einer besonderen Studie zu machen, hier sei nur an Stelle einer vorläufigen Mitteilung folgendes erwähnt: Nach dem Saugen des Blutes bleiben meist nur wenige kleinste ovale oder kuglige Hefezellen in dem Reservoir zurück, zugleich finden sich auch spärliche Reste von Blut, das bei der letzten Entleerung des Reservoirinhalts in dem Magen übrig blieb. Dieses Blut zersetzt sich, und von dem darin enthaltenen spärlichen Traubenzucker dürften die Hefepilze gerade sich soweit vermehren, daß ihre Quantität für den nächsten Stich ausreicht; wie früher erwähnt, kann man sie aber zu lebhafter Vermehrung bringen durch Verfütterung von zuckerhaltigen Lösungen an die Mücken. Die beim Beginne des Stiches entleerten Hefezellen dürften zum größten Teil wieder in den Magen aufgesogen werden, denn man findet sie häufig im frisch gesogenen Magenblut in denselben Entwicklungsstadien wie im Reservoir. Während der Verdauung des Blutes im Magen vermehren sich die Pilze, anfangs noch hefeartig, dann mycelbildend, und produzieren dann eine winzig kleine Fruchtform, die ich auch in den Eiern der Culex wiederfinde; ferner finde ich dann die Hefeform im Darm der Larve und im Inhalt der zerquetschten Nymphe. Es ist mir hiernach wahrscheinlich geworden, daß der Pilz vererbt wird und einen regelmäßigen Kommensalen der Mücke darstellt. Genauere Untersuchungen müssen aber erst lehren, ob diese Vermutung in allen Fällen berechtigt ist.

Auf Grund der mitgeteilten Versuche glaube ich nun, daß es möglich ist, sich eine genauere, nicht zu unwahrscheinliche Vorstellung von den Vorgängen, die sich beim Beginn des Saugaktes an der Spitze des in der Haut befindlichen Rüsselteiles abspielen, zu bilden. Die Mandibeln und Maxillen dürften beim Eindringen einzelne Blutkapillaren anschneiden, so daß Blut in die Wunde fließt und das Ende des Stilets umspült. Nun tritt die Kohlensäureblase aus der Öffnung der Oberlippe heraus, sie muß hier hängen bleiben, weil sie rings von Blut umgeben ist; mit ihr zugleich sind das Enzym der Ösophaghusdivertikel und die Hefepilze ausgetreten, und haben sich vermöge der Oberflächenspannung des Blutes auf ihr als Mantel verbreitet. Auf diesen Mantel hat sich aber aus der Öffnung des Hypopharynx auch das Speichelsekret ergossen. Nun diffundiert die den Mantel umgebende Flüssigkeit in die Haut: das Enzym reizt dieselbe und erzeugt eine Steigerung des Blutdrucks nach der Wunde, es sammelt sich immer mehr Blut um die Kohlensäureblase: das Gas selbst kann diesen Vorgang noch unterstützen, indem es die Muskulatur reizt und zu energischer Kontraktion veranlaßt, ferner kann die Kohlensäure die Trombocyten sowie alle anderen lebenden Zellen des Blutes zu einer lähmenden Kontraktion zwingen, und so die frühzeitige Gerinnung des Blutes verhindern. Auch der Speichel wird sich auf der Oberfläche der Kugel mit dem Blut mischen. Die Gasblase ist nun überall auf ihrer Oberfläche mit ziemlich gleichartiger Wandspannung versehen bis auf die Stelle, an welcher die Ränder der Oberlippe sie berühren. Sobald nun

der Druck vom Körper der Mücke aus nachläßt, also am Ende der ersten gewaltsamen Atembewegung, wird in der Blasenwand an der Berührungsstelle mit der Oberlippe ein Ort niederen Druckes entstehen und die Flüssigkeit, welche den Mantel der Blase bildet, wird mit den darin suspendierten Körpern, also Speichelsekret, Hefepilze und Blut hierher strömen und in der als Kapillare funktionierenden Oberlippe emporsteigen, wobei der erhöhte Blutdruck um die Wunde noch nachschiebende Unterstützung bringen könnte.

4. Der Beginn des Saugens.

Nachdem das Blut in die Oberlippe gelangt ist, wird es weiter gehoben durch den Pumpapparat des Pharynx, der sich erweitert. Nachdem die Mundhöhle und der Pharynx mit Blut gefüllt ist, macht es an der Pharynxklappe Halt, um dann bei der Kontraktion des Pumporgans hier hindurch und in den Ösophagus mit seinen Divertikeln gedrückt zu werden; hierbei leistet der hintere peristaltisch bewegliche Teil des Pharynx Unterstützung. Wir erwähnten schon früher, daß der Pumpapparat und der peristaltische Pharynxteil ebenso wie das Herz in dem Intervall zwischen 2 Atembewegungen etwa 4—5 mal pulsiert; es kann also der geräumige Ösophagus mit seinen Divertikeln sehr wohl gefüllt sein, bis die nächste Atembewegung einsetzt; vermutlich sind ebenso wie die Atembewegungen auch die Pumpbewegungen beschleunigt, so daß die Differenz gleich bleiben könnte. Sobald der Pumpapparat still steht, setzt nun die Atembewegung ein, die Kontraktion des Körpers drückt das Blut aus dem Ösophagus mit seinen Divertikeln in den Mitteldarm, da die Pharynxklappe (vielleicht durch die längere Kohlensäureeinwirkung) sich fester kontrahiert. Der als Vormagen dienende eingestülpte Teil des Ösophagus wird herausgezogen und zuerst mit Blut gefüllt; er umhüllt das Blut mit der gallertig-chitinösen Schicht, die wir früher kennen gelernt haben, dann tritt dasselbe durch die Ösophagusklappe in den Mitteldarm. Mit der Kontraktion des Körpers bei der zweiten Atembewegung kann wieder etwas Speichelsekret entleert werden, und der ganze Vorgang spielt sich von neuem in derselben Weise ab usw., bis der Darm gefüllt und das Saugen hierdurch beendet wird. Oft kann man aber beobachten, daß der Gegendruck der Darmspannung nicht genügt um die Saugbewegung aufzuheben, der Widerstand der Enddarmklappe wird überwunden, und es fließt zum After reines Blut heraus, es dürfte dann der Saugakt erst durch Ermüdung der Muskulatur beendet werden.

Ich hoffe dargetan zu haben, daß der Akt der Nahrungsaufnahme bei der Mücke keineswegs ein einfacher Prozeß ist, sondern daß dabei eine komplizierte Verkettung verschiedener Faktoren stattfindet. Leider mußte meine Untersuchung des Saugaktes sehr aphoristisch bleiben und zum größten Teil durch Hyphothesen ergänzt werden; es wäre wünschenswert, daß bei der Wichtigkeit des Problems für die Medizin ein tüchtiger physiologisch gebildeter Chemiker diese Untersuchungen wieder aufnehme und exakt durchführe; wenn dazu meine Notizen Veranlassung böten, wäre ich reichlich belohnt; dasselbe gilt auch für das nun folgende Problem der Verdauung, das noch mehr Rätsel bietet.

II. Die Verdauung.

Die Verdauung und Resorption der assimilierbaren Stoffe des Blutes findet im Mitteldarm statt. Wie erwähnt, ist unmittelbar nach dem Saugakt die Nahrungsmasse von einer feinen gallertigen Schicht umhüllt, welche die direkte Berührung des Blutes mit dem Stäbchensaum der Epithelzellen verhindert. Der Austausch der Substanzen zwischen Blut und Epithel

erfolgt also als Diffusion durch diese Membran. Schon Grassi hat bei Anopheles beobachtet, daß kurze Zeit nach der Nahrungsaufnahme das Blutserum in dem vorderen Teile des erweiterten Magenabschnittes enthalten ist, während die Blutkörperchen den übrigen Teil, d. h. ungefähr dessen drei hintere Viertel, ausfüllen. Dieses gilt auch für Culex. Dann erfolgt zunächst eine Lösung des Hämoglobin; das Serum wird gelb, die Blutkörperchen werden farblos, und zwar schreitet dieser Prozeß von der Peripherie gegen das Zentrum des bald sehr dicht werdenden Blutkuchens vor; dann beginnt erst in derselben Richtung der Zerfall der Erythrocyten und ihre vollständige Auflösung. Die nicht resorbierbaren Substanzen des Hämoglobin scheinen dann bald wieder ausgefällt zu werden in Form von kristallinischen, braunen bis schwarzen, stark lichtbrechenden Körnchen, die nach Vollendung der Verdauung als der Hauptinhalt des Magens auffallen und dann durch den Enddarm abgeführt werden.

Die Schnelligkeit des Verdauungsprozesses ist außerordentlich von der Temperatur abhängig, ein Umstand, der für die Infektion mit der Parasiten von besonderer Wichtigkeit ist; ein zweiter Faktor, der hierbei mitwirkt, ist natürlich auch die Menge des aufgenommenen Blutes. Bei der Wärme erfolgt die Lösung des Blutes und die Resorption schneller als bei der Kälte. Während beispielsweise ein vollgesogenes Culex-Weibchen bei 26° C. schon nach 2 Tagen wieder einen leeren Magen hat, kann dasselbe Tier bei 8° C. erst nach 6—8 Tagen ganz verdaut haben. Wir haben es also ziemlich in der Hand, die Verdauung zu befördern oder zu hemmen; dies ist für die experimentelle Untersuchung der Infektion besonders wichtig, wie wir später sehen werden.

Während der Mitteldarm die Resorption der assimilierbaren Stoffe der Nahrung besorgt, dient der Enddarm zur Ableitung der nicht assimilierbaren. Als feste Körper gehen aus dem Mitteldarm die erwähnten schwarzen oder braunen Residuen des Blutes über neben anderen weniger charakteristischen Körnchen. Ihnen gesellen sich schon im Anfangsteil des Ileum die Exkrete der als Niere funktionierenden Malpighischen Schläuche bei. Am leichtesten erkennbar sind unter diesen ziemlich große, kristallinische, farblose, aber stark lichtbrechende Körnchen, die im auffallenden Licht weiß erscheinen. Beim Beginn des Verdauungsprozesses überwiegen im Enddarm die melaninähnlichen Körperchen, er sieht daher schwarz aus, dann mischen sich mit dem Fortschreiten der Resorption immer mehr die weißen Exkrete der Malpighischen Gefäße dazu, die Farbe wird gelbgrau um dann am Ende des Verdauungsprozesses ganz weißlich zu werden, indem die Entleerung der schwarzen Gebilde ganz aufgehört hat und nur noch die weißen übrig sind. Denselben Farbenwechsel von schwarz durch grau zum hellgelb machen der Reihe nach die tröpfchenförmigen abgelegten Faeces während des Verdauungsprozesses durch. Für uns ist dies wichtig, weil wir so an den Faeces den Stand der Verdauung beurteilen können.

Nach Beendigung der Verdauung spielt sich im ganzen Darmkanal ein für uns wichtiger Vorgang, die Epithelregeneration ab, und zwar schreitet dieselbe von vorn nach hinten fort. Schon während der Verdauung findet man sie im Vorderdarm. An der Basis der Epithelzellen treten an verschiedenen Stellen kleine Zellen auf, man beobachtet an ihnen Mitosen; hier und da wölben sich die alten Epithelzellen buckelartig vor, die Cuticula ist bei vielen nicht mehr wahrnehmbar; diese Vorgänge dauern ziemlich lange und ersetzen allmählich das alte Epithel vollständig. Im Mittel- und Enddarm treten sie etwas später ein, so daß z. B. der in den Mitteldarm vorgestülpte Ösophagusteil schon seine neue Cuticula besitzt, wenn die benachbarten Epithelzellen des Magenhalses noch abgestoßen werden, zuletzt häutet sich dann der Enddarm in der Form dieser sporadischen Epithelabschilferung.

III. Der Kreislauf.

Die bei der Ernährung gewonnenen Säfte gelangen aus dem Mitteldarm direkt in das ihn umgebende Lacunom, das man sich als großen Lymphsinus vorstellen kann; dasselbe ist dorsal vom Herzen begrenzt, während dorso-lateral die großen Perikardialzellen liegen, die vielleicht die Rolle von Lymphdrüsen spielen könnten. Am reichsten mit Nahrung versorgt erscheinen die Ovarien, welche direkt dorsal in diesen Lymphsinus hineinragen und ihn bei dem Wachstum allmählich ganz ausfüllen. Nach hinten wird das Nährmaterial durch die peristaltischen Bewegungen des Ileum gefördert, die, wie wir erfahren haben, mit dem Herzen abwechselnd pulsieren. Das Herz nimmt aus dem Darmlacunom durch die segmentalen, paarigen, lateralen Spalten das Blut bei der Expansion auf und drückt es bei seiner von hinten nach vorn laufenden peristaltischen Kontraktion nach vorne durch die Aorta bis in den Kopf, von hier wird der Rücklauf in das Lacunom der Bauchseite unterstützt durch die Peristaltik des Pharynx, der sich von vorn nach hinten kontrahiert. So gelangt die Leibeshöhlenflüssigkeit wieder in das Darmlacunom. Der Gaswechsel findet überall im Körper statt, da ja sämtliche Organe von den feinsten Verästelungen der Tracheen umsponnen werden.

Erwähnt sei noch, daß die Eierstöcke der Blutnahrung zu ihrem Wachstum bedürfen, mit Surrogaten wie Fruchtsäften oder Zuckerlösungen kann man die Mücke zwar am Leben erhalten, aber nicht zur Eiablage bringen, eine Tatsache, die schon bei der Malariaforschung eine unliebsame Erschwerung des Experimentierens bewirkt hat.

1) Die Wanderung der Trypanosomen durch den Körper von Culex pipiens.

Bevor ich den Gang, den die Parasiten durch den Körper der Mücke nehmen, schildere, muß ich noch einige Bemerkungen vorausschicken, welche darauf hinweisen, daß nicht alle Individuen der Spezies Culex pipiens geeignet sind, die Parasiten in ihrem Körper zu entwickeln. Im allgemeinen habe ich gefunden, daß nur etwa 10 Prozent der zu den Experimenten verwendeten Mücken die Parasiten in ungestörter Weise zur Entwicklung gelangen ließen. Die Gründe hierfür, die sehr mannigfaltiger Art sind, werde ich in der ausführlichen Arbeit eingehend diskutieren. In manchen Fällen stellt es sich heraus, daß die zum Experiment verwendeten Mücken bereits an einer anderen parasitären Erkrankung leiden, der schon vorhandene Parasit hemmt die Entwicklung des neu hinzukommenden; manche Mücken sind aus Gründen, die ich noch nicht ermittelt habe, nicht imstande, das Vogelblut zu verdauen; es wird unverdaut entleert; andere stechen überhaupt nicht den Vogel. Ferner habe ich die Überzeugung gewonnen, daß auch bei den Mücken und zwar sowohl bei einzelnen Individuen als bei ganzen Bruten oder Rassen eine erworbene oder natürliche (?) Immunität gegen diese Parasiten vorliegt. Eine andere Kategorie von Fällen, bei denen das Experiment der Übertragung mißlingt, tritt dann in Erscheinung, wenn die Entwicklung der Parasiten zu stark erfolgt. Die Mücke kann dann an der Infektion zugrunde gehen. Kurz, es ist ein besonderes Studium notwendig, um alle die Möglichkeiten für das Mißlingen der Übertragung zu ermitteln. Hier will ich nur in Kürze den ungestörten Verlauf der Infektion schildern und an einzelnen Stellen andeuten, wo ich Hemmnisse beobachtet habe.

Die erste Vorbedingung für das Gelingen der Mückeninfektion ist natürlich das Vorhandensein der geeigneten, das heißt geschlechtsreifen Stadien im Blut. Man muß also kurz bevor man die Mücke stechen läßt, das Blut des Vogels genau untersuchen, ob sowohl reife Weibchen als Mikrogametocyten vorhanden sind, und zwar genügt es nicht, daß man bloß in

der feuchten Kammer nachsieht, ob Mikrogameten gebildet werden, wie ich anfangs glaubte. Erst die Feststellung gut beweglicher Ookineten in der feuchten Kammer bietet die Gewähr, daß die Entwicklung der Parasiten im Darm der Mücke in normaler Weise beginnen wird. Die beste Zeit für die Infektion bietet die Morgendämmerung etwa von 4—6 Uhr.

Die Parasiten gelangen nun beim Saugen mit dem Blut durch den Rüssel, Ösophagus, Saugmagen in den Mitteldarm. Hier beginnt die Entwicklung mit der Befruchtung und Ookinetenbildung. Die Umwandlung der Ookineten in die verschiedenen Sorten von Flagellaten kann durch Wärme oder Kälte beschleunigt oder verzögert werden. Während sich bei 26⁰ C. die ersten Trypanosomen schon nach 18—24 Stunden fanden, traten sie bei 8⁰ erst am 5. Tage auf. Man hat an der Farbe der Faeces, wie früher erwähnt wurde, ein ziemlich sicheres Kriterium, wenn man die Mücke töten muß, um die Flagellaten im Darm beweglich zu finden. Wenn der Farbenwechsel von schwarz zu grau eintritt, kann man am ehesten darauf rechnen. Die Schwärm- und Vermehrungsperiode der Trypanosomen erreicht gewöhnlich ihr Ende, kurz bevor die letzten Reste des verdauten Blutes in Form der bekannten schwarzbraunen Körnchen aus dem Mitteldarm entleert werden. Im leeren Darm findet man dann schon alle Stadien im Ruhezustand an oder zwischen den Epithelzellen des Mitteldarms, und zwar wird nach dieser ersten Vermehrungsperiode für die Festheftung der hintere Abschnitt des Magens bis zur Klappe vor den Malpighischen Schläuchen bevorzugt, nur in sehr seltenen Fällen, bei sehr starker Infektion, habe ich größere Ansammlungen der Trypanosomen schon nach der ersten Nahrungsaufnahme im Halsteil des Mitteldarms gefunden.

Enthält das Blut zu viel Parasiten, so kann die Entwicklung schon nach der Verdauung der ersten Nahrung sistiert werden. Ich habe gefunden, daß in solchen Fällen das Darmepithel derartig dicht mit Parasiten besetzt und durchsetzt war, daß die Mücke wahrscheinlich daran zugrunde ging. Bei der zweiten Fütterung war eine derartige Mücke nicht imstande, das Blut zu verdauen, es wurde unverändert entleert. Die Mücke starb nach zwei Tagen. Ihre Sektion ergab den erwähnten Befund.

Läßt man die Mücke nach der ersten Fütterung hungern, so bleiben, wie früher schon erwähnt wurde, nur die weiblichen Formen an der Darmwand übrig. Will man daher die Parasiten schnell weiter entwickeln, so muß man die Mücke schon füttern, ehe noch der letzte Rest der verdauten Nahrung ausgeschieden ist. Die Ruheperiode der Trypanosomen hört nämlich erst auf, wenn die zweite Nahrung im Magen resorptionsfähig geworden ist, d. h. wenn die Blutkörperchen in den peripheren Partien des Blutkuchens zerfallen sind. Jetzt beginnt die zweite Periode der Bewegung und Vermehrung; die Parasiten breiten sich im Mitteldarm mit ihrer wachsenden Zahl allmählich nach vorne aus und dringen in den Halsteil vor. Am Ende der zweiten Verdauung setzen sie sich wieder am Darmepithel fest. Am längsten halten sie sich jetzt beweglich in den eingestülpten Krypten des als Vormagen bezeichneten Abschnittes. Dies erklärt sich leicht dadurch, daß an dieser Stelle des Mitteldarms, der einzigen, die nicht resorbierendes Epithel besitzt, die gelöste Nahrung am längsten zu finden ist Man kann nun feststellen, daß hierher die Parasiten in wachsender Zahl gezogen werden. Die zuerst angelangten heften sich fest. Es würde ihnen dies nicht gelingen, wenn nicht, wie früher erwähnt, gerade die Epithelregeneration um diese Zeit an dieser Stelle einsetzen würde. Die Epithelzellen haben ja bei der zweiten Nahrungsaufnahme ihre gallertige Cuticula abgestoßen und sind nun im Begriff, sie neu zu bilden. Die Trypanosomen können daher in die noch weiche Oberfläche des Epithels mit ihrem Geißelapparat eindringen und sich festheften. Vom Darm drängen aber immer mehr Individuen nach, je spärlicher die Nahrung wird und

schieben sich in das Lager der schon dicht gedrängten Trypanosomen ein. Wenn alle Nahrungsreste der zweiten Verdauung aus dem Darm entleert sind, hat sich auf dem eingestülpten Epithel des Vormagens ein ungeheurer Klumpen von Parasiten gesammelt, der aus vielen Schichten von Tausenden reihenförmig angeordneten, parallel gelagerten Ruhestadien der Trypanosomen zusammengesetzt ist. Fig. 14 stellt bei schwacher Vergrößerung einen Schnitt durch diese geschwulstartige Agglomeration der Trypanosomen im Halsteil des Mitteldarms dar.

Die Gallertschicht des Vormagenepithels, in der die ersten Trypanosomen verankert sind, erhärtet allmählich zu einer festen chitinigen Cuticula und wird bei der nächsten Epithelregeneration abgehoben. Wenn man jetzt die Mücke zum drittenmal füttert, so lösen sich bei dem Eintritt des Blutes in den Vormagen die eingestülpten Zotten des Vormagens, indem sie in der früher geschilderten Weise aus dem Mitteldarm ausgestülpt werden, aus dem Klumpen



Fig. 14.
Medianer Schnitt durch den Halsteil des Mitteldarms (vgl. Fig. 12) mit der Anhäufung der Trypanosomen.



Fig. 15.
Medianer Längsschnitt durch die Basilische Kurvatur des Ileum der Mücke mit den darin festsitzenden Ballen der Trypanosomen.

der Parasiten, der durch die Chitinlage an seiner Basis zusammengehalten wird, wie die Finger aus einem Handschuh heraus. Das eindringende Blut schiebt den ganzen zusammengerollten Ballen vor sich her durch den ganzen Mitteldarm und weiter in das Ileum. Infolge der peristaltischen von vorn nach hinten verlaufenden Kontraktionen dieses Darmabschnittes wird der Ballen bis zum Anfangsteil des Colon befördert; an der Basilischen Kurvatur, der engsten Stelle des Darms, gelangt er erst zur Ruhe. Fig. 15 stellt einen Längsschnitt durch diese Stelle dar und ist wohl ohne weiteres verständlich. Der früher geschilderte Charakter des Epithels im Colon macht es erklärlich, daß die Parasiten jetzt an dieser infolge der Stauung auch meist etwas lädierten Stelle des Epithels durch die Darmwand dringen können. Sie gelangen nun in den Blutstrom und werden durch das Herz teils nach vorne geführt, teils gelangen sie in die Ovarien. War die Ansammlung der Parasiten am Epithel des Vormagens nicht groß, so wird der ganze Ballen entleert. Es bleiben dann im Mitteldarm nur die Parasiten zurück, die in dem Epithel des Mitteldarms selbst saßen, es sind dies meist nur Weibchen. Dieselben können nun wieder ein Recidiv der Krankheit im Mitteldarm erzeugen. Kurz, wenn

überhaupt einmal eine Mücke mit Erfolg infiziert ist, so scheint sie die Parasiten auch während ihrer ganzen Lebenszeit zu behalten.

Besprechen wir nun zunächst den weiteren Verlauf der Parasitenwanderung, so werden die Parasiten, welche in das Herz gekommen waren, durch die Aorta direkt bis in das Lacunom, welches das Pumporgan des Pharynx umgibt, geführt. Zwischen Pumporgan und Pharynxklappe gelangen sie erst zur Ruhe; hier ist im Vorderdarm die einzige Stelle, wo das Epithel ungefähr denselben Charakter trägt wie im Colon, wo ferner die größte Ruhe herrscht und infolge der Halseinengung eine Stagnation des Blutkreislaufes eintritt. An der Fig. 11 ist dieser Sammelpunkt mit Sternchen bezeichnet (Ziffern *IV—V.*). Allmählich vereinigen sich die Trypanosomen, indem sie sich fortwährend vermehren, wieder zu großen Agglomerationsklumpen; es entsteht wiederum eine geschwulstähnliche Ansammlung rings um diesen Teil des Pharynx. Da die chitinige Wand des Halses dem weiteren Anwachsen des Ballens eine Grenze setzt, so wird schließlich der Pharynx ganz von den Parasitenhaufen zusammengepreßt. Seine Tunica elastico-muscularis, die ja an dieser Stelle schon normalerweise sehr zart ist, wird an einzelnen Stellen lädiert und damit den Flagellaten die Einwanderung in den Pharynx ermöglicht. Am Ende der dritten Verdauungsperiode der Mücke findet man dann schon das Lumen des Pharynx mit großen Ballen von Parasiten erfüllt.

Bei der nächsten Nahrungsaufnahme werden mit der Entleerung der Saugreservoire, die in der früher geschilderten Weise erfolgt, auch die den Pharynx verstopfenden Rosetten der agglomerierten Parasiten in das Blut des anderen Wirts entleert.

Die schematische Fig. 11 zeigt in den Pfeilen und Sternen die ganze hier kurz geschilderte Wanderung der Parasiten durch den Körper der Mücke an. Die Entleerung der Parasiten kann im günstigsten Falle erst bei dem vierten Blutsaugen der Mücke erfolgen; es ergibt sich hiernach bei günstigsten Temperaturverhältnissen (26—28° C.) als Gesamtdauer für die Wanderung der Parasiten vom Eintritt in den Mückenkörper bis zum Austritt eine Zeit von 7—8 Tagen, da eine vollgesogene Mücke zur Verdauung der aufgenommenen Nahrung bei dieser Temperatur etwa $2^1/_2$ Tage braucht.

Der zweite Weg, den die Parasiten nach Durchbruch der Colonwand einschlagen können, führt in die Eierstöcke. Da die Eier beim Durchbruch des Colons, also beim Beginn der dritten Verdauung meist schon reif sind (sie werden gewöhnlich nach der dritten Verdauung abgelegt), so können die Parasiten diese Brut nicht mehr infizieren, wie ich in der ausführlichen Arbeit eingehend nachweisen werde. Sie können nämlich nur in die jüngsten Follikeleier eindringen und also erst die nächste Brut infizieren. Bei reichlicher Ernährung der Mücken passiert es nicht selten, daß die Flagellaten sich in dem Dotter der heranwachsenden Eier noch stark vermehren, ja ich habe Fälle beobachtet, wo das ganze Ovarium von den Flagellaten so dicht erfüllt war, daß es zu einer parasitären Kastration der Mücke kam. Oft aber, bei spärlicher Infektion dringen nur wenige Parasiten ein und gelangen dann unter gewissen Bedingungen als Weibchen in dem Dotter zur Ruhe. Sie bleiben im Gregarinenzustande im Dotter während der ganzen Entwicklung des Embryos und finden sich dann in demselben Zustande sowohl in dem Darmepithel zwischen den Epithelzellen und der Tunica elastico-muscularis als in der Leibeshöhle der jungen Mücke. Durch die ganze Larven- und Nymphenperiode habe ich sie noch nicht verfolgt. Sobald die neu ausgeschlüpfte infizierte Mücke Blut saugt, gelangen die weiblichen Ruhestadien zur Parthenogenese und überschwemmen wieder den Körper der Mücke mit den Flagellatenstadien. Hieraus erklärt es sich, daß die junge Mücke beim ersten Stich noch nicht den

Vogel infizieren kann, sondern wie meine Untersuchungen ergeben haben, erst bei der dritten Nahrungsaufnahme. Experimentell erzielt man die Infektion der Tochtergeneration am leichtesten, wenn man die Muttermücke bei den beiden ersten Ernährungsperioden warm hält und sie bei der dritten auf Eis bringt. Die Gründe hierfür sind ja nach den obigen Auseinandersetzungen plausibel. Dasselbe Experiment macht nun auch die Natur beim Übergang des Herbstes zum Winter, daher können die Parasiten in den Ovarien der überwinternden Mücken leben bleiben und die erste Frühjahrsgeneration von Mücken kann schon infiziert sein.

Ob auch die überwinternde alte Mücke imstande ist, die Infektion durch Stiche zu vermitteln oder nur in den Ovarien sich die Parasiten lebend erhalten, darüber sind meine Experimente noch nicht abgeschlossen. Näher komme ich auf diese Fragen, die, wie wir sehen werden auf das engste mit dem Malariaproblem zusammenhängen in der ausführlichen Arbeit zurück. Erwähnt sei hier nur vorläufig, daß ich auch bei der Entwicklung der Tertianparasiten (Plasmodium vivax) entgegen meiner bisherigen Vermutung die Überzeugung gewonnen habe, daß die Vererbung im Anopheles dort unter ähnlichen Bedingungen in entsprechender Weise stattfinden kann. Wir werden aber sehen, daß darum unsere jetzigen epidemiologischen Vorstellungen nur wenig alteriert werden. Bei meinen weiteren Malariastudien hoffe ich näher auf dieses Problem zurückzukommen.

Sowohl bei den Malariaparasiten, als bei der Halteridium-Infektion scheint mir aber der Prozentsatz der Mücken, bei denen die Parasiten vererbt werden, ein außerordentlich geringer zu sein. In der Natur dürfte dieser Weg der Verbreitung der Parasiten nur bei der Überwinterung des Wirts eine Rolle spielen, und zwar noch seltener eingeschlagen werden, als bei der Verbreitung der Parasiten vermittels der Recidive nach langen Intervallen bei der Überwinterung des warmblütigen Wirts. Bei den Formen, welche den Wirtswechsel im Verlauf ihrer Stammgeschichte eingebüßt haben, wie bei den Flagellaten der Stubenfliege ist, wie Prowazek demnächst nachweisen wird, die Vererbung ein ebenso häufiger Weg der Parasitenverbreitung wie die direkte Übertragung. Dasselbe werde ich aber auch bei den Blutparasiten der Eidechse (Karyolysus), die Wirtswechsel bei einer Milbe haben, nachweisen. Hier ist auch die direkte Übertragung und die durch Vererbung in gleicher Weise ausgebildet. Beim Texasfieber scheint endlich nur noch der zweite Weg, durch Vererbung, die Infektion zu vermitteln (?).

Da bei den Halteridium-Trypanosomen, wie wir früher erfahren haben, in jeder Vermehrungsperiode die gleichen Formen der Flagellaten vorhanden sind, kann man die Halteridium-Infektion der Eule auch auf künstlichem Wege mit allen Stadien der Mückeninfektion erzielen. Ich habe sowohl mit den Flagellaten der ersten Vermehrungsperiode in der Mücke als denen der Ovarien die Eulen in der Weise mit Halteridien infiziert, daß ich eine Aufschwemmung der Parasiten in Kochsalzlösung mit der Pravazspritze injizierte. Ebenso gelingt natürlich auch die Übertragung der Parasiten von einer Eule zur anderen vermittels Einimpfung des parasitenhaltigen Bluts, was ja schon lange bekannt ist. Meine Untersuchungen über die Inkubationsdauer der Infektion bei der Eule sind noch nicht abgeschlossen. Erwähnt sei nur, daß die Parasiten bei jungen Eulen schneller im peripheren Blut auftauchen, schon am zweiten Tage nach der Infektion habe ich die indifferenten Trypanosomen im peripheren Blut gefunden; ferner scheint die einmalige Überstehung der Krankheit dem Vogel Immunität zu verleihen. Meine Versuche genügen aber noch nicht, um diese Fragen sicher zu entscheiden.

II. Der Zeugungskreis von Spirochaete ziemanni (Laveran).

Die Entwicklungsgeschichte der Leucocytozoen Danilewskys ist in ihren Hauptzügen der von Halteridium so ähnlich, daß ich in dieser vorläufigen Mitteilung hauptsächlich nur die Unterschiede in der Morphologie der einzelnen Stadien von Spirochaete gegenüber denen des vorher geschilderten Trypanosoma andeuten will. Ein Hauptunterschied gegenüber Trypanosoma findet sich in den Kernverhältnissen. Während dort die Normalzahl der Chromosomen 8 betrug, sind hier 16 vorhanden. Der Dimorphismus der Kerne, d. h. die Ausbildung eines Blepharoplastes neben dem Kern stimmt bei beiden Formen überein.

Die weiblichen und männlichen Leucocytozoen im Blut der Eule sind schon von Ziemann gut beschrieben, dieser Autor hat auch bereits die Bildung der Mikrogameten aus den Mikrogametocyten gesehen. Laveran hat in jüngster Zeit diese Beobachtungen fortgesetzt und erkannt, daß das Verhalten der beiden Formen nach ihrem Austritt aus dem Körper des Vogels



Fig. 16.
Schematische Darstellung des Wachstums eines indifferenten Ookineten von Spirochaete ziemanni und der Ausbildung der indifferenten Trypanosomen-Stadien aus demselben.

ganz dem von Plasmodium, Halteridium und Proteosoma entspricht. Das heißt, er konstatierte dieselben geschlechtlichen Vorgänge wie dort und stellte deshalb die Parasiten zu der Gattung Haemamöba (synonym zu Plasmodium), indem er ihnen den Speziesnamen Ziemanni erteilte. Wie in der feuchten Kammer erfolgt nun auch im Mitteldarm von Culex pipiens, der die Rolle des Überträgers spielt, die Reifung der Makrogameten, die Bildung der Mikrogameten aus dem Mikrogametocyten und die Befruchtung der ersteren durch einen der letzteren. Es entsteht genau so wie bei Plasmodium, Proteosoma und Halteridium ein großer Ookinet.

Fig. 16*a* stellt einen Ookineten von Spirochaete in einem Stadium dar, das dem entspricht, von welchem wir bei der Schilderung des Zeugungskreises von Trypanosoma noctuae ausgingen. Der Kern enthält im Zentrum das Karyosom, das aus dem Centrosom und 16 Chromosomen gebildet wird, während in dem peripheren Teil die 16 Kern-Chromosomen liegen. Wiederum kann man eine Reihe von verschiedenen Ookineten nach dem Charakter ihres Plasmas und Kerns aufstellen, deren Extreme die Charaktere der indifferenten, weiblichen und männlichen Formen tragen. Die weitere Beobachtung der Ookineten im Darm der Mücke lehrt aber, daß alle diese Stadien zunächst eine gleichartige Entwicklungsperiode durchlaufen. Im Gegen-

satz zu den Halteridium-Ookineten machen nämlich die von Spirochaete erst eine Periode des Wachstums durch und vermehren hierbei ihren einheitlich bleibenden Kern.

Genauer kann ich hier auf diese Vorgänge nicht eingehen, ohne eine große Reihe von Figuren. Es zeigt sich, daß das Wachstum hauptsächlich in der Längsachse des Ookineten erfolgt (Fig. 16*b*), dieser krümmt und rollt sich dabei zu einem komplizierten Knäuel zusammen (Fig. 16*c*). Bei der Kernvermehrung, die der Sporoblastenbildung der Malariaparasiten entspricht, funktioniert der innere Kern (das Karyosom), der später zum Blepharoplasten wird, als Zentralspindel (Fig. 16*b*). Die Kernvermehrung erinnert an die der Coccidien und gleicht vollständig der Mitose bei den Reifungsteilungen der Makrogametenkerne des Halteridium. Die Zahl der schließlich in dem Knäuel vorhandenen gleichartigen Kerne ist wechselnd bei den verschiedenen Sorten von Ookineten. Fig. 16*c* stellt als Beispiel einen indifferenten Ookineten dar. Jeder dieser kleinen Kerne umgibt sich mit einer dichten Plasmazone. Diese kleinen Zellterritorien entwickeln sich nun in derselben Weise zu Trypanosomen wie der ganze Ookinet bei Halteridium, und zwar je nach dem Charakter des ursprünglichen Ookineten zu indifferenten Formen, weiblichen oder männlichen. Genau so wie bei Halteridium wird eine heteropole Spindel gebildet, der Blepharoplast liefert dann bei den indifferenten Formen sofort den Geißelapparat, oder er vermehrt sich bei den Weibchen zu den abortiven männlichen Kernen und bei den Männchen zu den sich weiter entwickelnden männlichen Kernen usw.

Fig. 16*d* stellt das Ausschwärmen der indifferenten Flagellaten dar, es bleibt ein großer Restkörper zurück. In entsprechender Weise erfolgt das Ausschwärmen der weiblichen und männlichen Formen, deren Unterschiede im allgemeinen denen bei Trypanosoma noctuae entsprechen. Alle 3 Arten von Flagellaten sind aber hier außerordentlich klein, so daß man nicht alle morphologischen Details bei ihnen so leicht wie dort feststellen kann. Diese kleinen Trypanosomen strecken sich bald nach ihrer Loslösung von dem Restkörper sehr in die Länge und entwickeln sich zu der typischen Spirochaete, indem sie sich um die Längsachse ihres bandförmigen Körpers spiralig einrollen.

Die indifferenten Formen vermehren sich fortgesetzt durch Längsteilung; ebenso wie bei Trypanosoma noctuae wechseln Bewegungs- und Ruheperioden ab. Fig. 17*a* stellt eine indifferente Spirochaete bei sehr starker Vergrößerung dar. Man erkennt alle für das Schema eines Trypanosoma charakteristischen Eigentümlichkeiten, Kern, Blepharoplast, undulierende Membran und ihre Fortsetzung als Geißel. Die weiblichen Formen sind größer, ihr Plasma ist dunkler, der Kern und Blepharoplast relativ klein, der Rand der undulierenden Membran setzt sich nicht als freie Geißel fort. Die Männchen sind so klein, daß man sie kaum erkennen kann (Fig. 17*k*). Die Bewegung erfolgt ebenso wie bei den anderen Trypanosomen meist mit dem Geißelende voran.

Bei Spirochaete ist es aber bekannt, daß sie sich sowohl vorwärts als rückwärts in schraubender Weise bewegen kann. Derartige Stadien finden wir nun bei unserer Form auch, und zwar in allen Vermehrungsperioden; sie werden von Doppeltieren dargestellt, die mit ihren Hinterenden verbunden sind und sich so vor- und rückwärts bewegen können. Im Gegensatz zu Trypanosoma noctuae haben die indifferenten Formen von Spirochaete nämlich die Eigentümlichkeit, daß die durch Längsteilung entstehenden beiden Tochterindividuen an ihren Hinterenden solange verbunden bleiben, bis jedes derselben sich wieder geteilt hat. Die Figuren 17*c*—*f* dürften wohl vorläufig genügen, um diese charakteristische Eigentümlichkeit der Gattung Spirochaete, gegenüber Trypanosoma verständlicher zu machen.

Noch einen zweiten charakteristischen Unterschied der Spirochaeten gegenüber den Halteridium-Trypanosomen der Eule muß ich hier hervorheben. Während die Halteridium-Flagel-

laten vor dem Zugrundegehen mit den Vorderenden agglomerieren, findet die Agglutination der Eulen-Spirochaeten, wie bei den Säugetiertrypanosomen nach Laveran und Mesnil, stets mit den Hinterenden statt. Fig. 17*i* und *k* stellen derartige Agglutinationsrosetten von Spirochaete ziemanni dar. Die Doppelindividuen agglomerieren zu unregelmäßigen Knäueln, eine Erscheinung, die man schon von den Rekurrens-Spirochaeten lange kennt. Hier sei gleich erwähnt, daß ich zum Vergleich auch die Spirochaete obermeieri und die Sacharoffsche Gänse-Spirochaete untersucht habe und daß ich feststellen konnte, daß beide Formen in den Grundzügen ihrer Morphologie (Kernverhältnisse, Geißelapparat usw.) vollkommen mit der Spirochaete ziemanni übereinstimmen. In der ausführlichen Arbeit werde ich dies eingehend nachweisen. Um die Speziesdifferenzen der 3 Arten festzustellen, muß man aber erst ihre Entwicklungsgeschichte studieren.

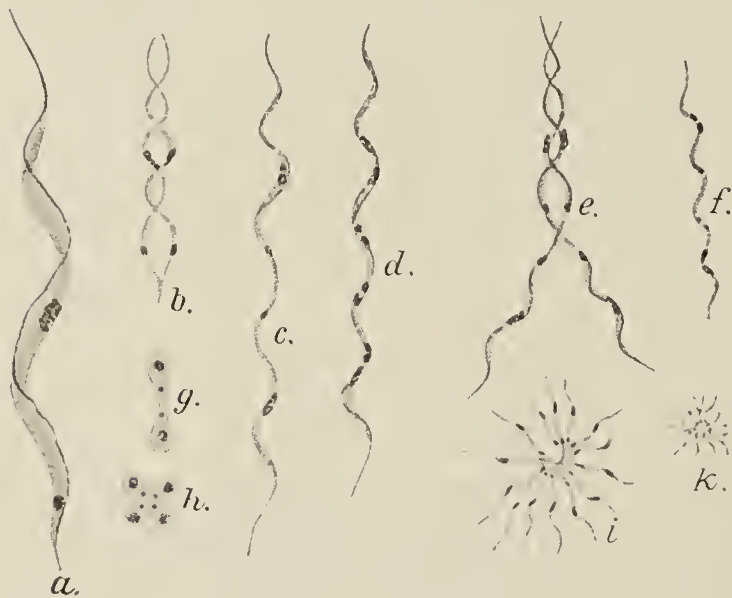


Fig. 17*a*–*k*.

Verschiedene Stadien der indifferenten Spirochaeten aus dem Körper der Mücke.

a. Einzeltier bei starker Vergrößerung,
b. Teilungsstadium,
c. zwei mit den Hinterenden nach der Teilung verbunden gebliebene Tiere (eigentliches Spirochaete-Stadium),
d. ähnliches Stadium wie *c*, aber beide Tiere im Beginn der Teilung (Kern und Blepharoplast geteilt),
e. auf *d* folgendes Stadium der Teilung,
f. kleinere Spirochaete,
g. Ruhestadium einer solchen,
h. Ruhestadium eines Zustandes wie Fig. *e*,
i. Agglomeration von indifferenten Spirochaeten mit den Hinterenden,
k. Agglomeration von viel kleineren Individuen.

Infolge lebhafter Vermehrung werden die indifferenten Spirochaeten im Darm der Mücke ganz außerordentlich klein; ja ich habe Formen gefunden, die so unmeßbar dünn wurden, daß sie nur noch an der Bewegung oder in agglutinierten Anhäufungen erkannt werden, aber sich als Einzelindividuen optisch nicht mehr auflösen lassen. Nach meinen Berechnungen würden derartige Formen wohl durch einen Chamberland-Filter hindurchgehen. Ich kam auf Grund dieser Studien zu der Vorstellung, daß es wohl parasitische Protozoen geben kann, die in einem Zustand optisch nicht mehr nachweisbar sind, während sie in anderen Entwicklungsstadien große leicht erkennbare Gebilde darstellen. Ich halte es daher jetzt nicht mehr für beweisend gegen die Protozoennatur eines Krankheitserregers, wenn er durch unsere feinsten Filterapparate hindurchgeht.

Das Ausschwärmen der Spirochaeten aus den Ookineten-Knäueln findet am Ende der ersten Verdauungsperiode der Mücke statt. Während die Trypanosomen des Halteridium sich an dem Epithel des Mitteldarms festsetzen, wandern die Spirochaeten der Leucocytozoen in die Malpighischen Schläuche, vermehren sich hier und gelangen an und in den Zellen dieser Exkretionsorgane zur Ruhe. Bei der zweiten Nahrungsaufnahme setzen sie die Vermehrung fort. Bei der Epithelregeneration der Malpighischen Schläuche werden große Ballen von abgestorbenen Zellen mit den Parasiten in den Darm entleert, die wieder an der Basilischen Kurvatur des Colon aufgehalten werden; der weitere Weg der Spirochaeten entspricht genau dem von Trypanosoma noctuae. Zweimal habe ich aber die Spirochaeten auch in den Speicheldrüsen gefunden, doch waren die Drüsenzellen in beiden Fällen auch mit Proteosoma-Sporozoiten infiziert, ich glaube also, daß normalerweise nicht dieser Weg eingeschlagen wird. Auch bei den Spirochaeten findet unter denselben Umständen wie bei Trypanosomen eine Infektion der Eier statt,

doch sind meine Untersuchungen über die weitere Entwicklung auf diesem Wege noch nicht abgeschlossen.

Bei der Infektion der Eule, die man sowohl durch den Stich des Culex nach der dritten Verdauung als durch Injektion der in Kochsalzlösung zerriebenen infizierten Malpighischen Schläuche vermittels der Pravazspritze erzielen kann, schwankt die Inkubationsperiode in ähnlicher Weise wie bei den Halteridium-Trypanosomen. Die Krankheit beginnt, wie das ja bei der Gänsespirochaete bekannt ist, mit einer enormen Vermehrung der indifferenten Spirochaeten. Erst nach Ablauf des akuten Stadiums treten die Geschlechtsformen in größerer Menge auf. Während Trypanosoma noctuae ein Schmarotzer der roten Blutkörperchen ist, lebt Spirochaete ziemanni (und anserina nach meinen Untersuchungen auch) auf Kosten von weißen Blutkörperchen. Ich bin zu dem Resultat gekommen, daß ausschließlich die jungen noch hämoglobinfreien Erythroblasten die Wirtszellen dieser Parasiten darstellen. Die Hauptentwicklung der Parasiten im Körper der Vögel findet dementsprechend in den hämatopoëtischen Organen (Knochenmark, Milz usw.) statt.

Wie bei den Halteridium-Trypanosomen wechseln auch bei den Spirochaeten Ruhe und Bewegungsperioden ab. Während der ersteren erfolgt das Wachstum, während der letzteren die Vermehrung. Die indifferenten Stadien entsprechen in ihrer Morphologie und Entwicklung ganz den Spirochaeten, die in den Malpighischen Schläuchen der Mücke gefunden werden (Fig. 17). In ihren Bewegungs- und Teilungsperioden findet man sie bald im peripheren Blut, bald nur in den inneren Organen. Zur Ruhe setzen sie sich an den Erythroblasten in den inneren Organen fest, und zwar erfolgt die Festheftung im Gegensatz zu Trypanosoma noctuae mit dem Hinterende.

Die Geschlechtsformen weichen vor allem durch ihr außerordentliches Wachstum von den indifferenten Stadien, aus deren Reihen sie gebildet werden, ab. Prinzipielle Unterschiede gegenüber den Halteridium-Trypanosomen habe ich auch bei ihrer Entwicklungsgeschichte nicht beobachtet. Die Flagellaten, die viel größer wie ihre Wirtszellen werden, sind nicht mehr imstande, in dieselben einzudringen, sondern sie nehmen die ganzen Erythroblasten, wenn sie in das Ruhestadium übergehen, in ihren Körper auf, indem sie ihn an ihrem Hinterende befestigen und in das Plasma hineinziehen. Hierbei wird er an der Grenze von Ektoplasma und Entoplasma in Gestalt eines langgestreckten hantelförmigen Körpers abgelagert, sein Plasma wird verdaut, während der Kern beim Übergang zu der nächsten Schwärmperiode wieder ausgestoßen wird.

Fig. 18*a* stellt einen erwachsenen Makrogameten im beweglichen Zustande dar. Man bemerkt das an Reservestoffen reiche Entoplasma, den relativ kleinen Kern und kleinen Blepharoplast. Der Körper ist bandförmig abgeplattet; den rechten Seitenrand bildet die undulierende Membran, die sich beim Weibchen nicht als Geißel fortsetzt. Die Myoneme des Periplasten finden sich entsprechend der Chromosomenzahl von 16 auf jeder Körperseite in der Achtzahl. Fig. 18*b* gibt eine Vorstellung von der spiraligen Drehung des Körpers während der Bewegung; das Stadium ist gerade im Begriff, in den Ruhezustand überzugehen, es hat sich mit seinem Hinterende an einem Erythroblasten befestigt. Fig. 18*c* stellt das Ruhestadium dar, der Periplast verwandelt sich in die Schutzhülle des Tieres, er geht vor der nächsten Bewegungsperiode zugrunde, es bleibt vom ganzen Geißelapparat nur der Blepharoplast übrig, der während der Ruheperiode dicht an den Kern herangerückt ist; er bildet im nächsten Schwärmstadium in der bekannten Weise den ganzen Geißelapparat neu. Rechts bemerkt man an der Grenze des an Reservestoffen reichen Entoplasmas den langgestreckten Kern des auf-

genommenen Erythroblasten. Diese fertigen Formen findet man dann im peripheren Blut. Bei der Reifung und Befruchtung der Makrogameten nach dem Austritt aus dem Körper des Vogels wird die ektoplasmatische Hülle mit dem Rest des Erythroblasten ebenso abgestreift wie bei dem Übergang in das Trypanosomenstadium. Die Parthenogenese der weiblichen Formen erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Halteridien und führt die Recidive herbei, auch findet sich hier entsprechend der multiplen Vermehrung nach der Befruchtung ebenfalls ein Zerfall in viele Teilungsstadien.

Der Mikrogametocyt in Bewegung ist in Fig. 18*d* dargestellt. Er ist kleiner als das Weibchen, sein Entoplasma ist hell und frei von Reservestoffen, Kern und Blepharoplast sind relativ größer, die undulierende Membran ist kräftiger ausgebildet, ihr verdickter Rand setzt



Fig. 18*a*—*e*.
Bewegungs- und Ruhestadien der erwachsenen Makrogameten und Mikrogametocyten von Spirochaete.
a—*c* Makrogameten. *d*, *e* Mikrogametocyten.

sich als freie Geißel über das Vorderende fort. Die Myoneme sind paarweise gruppiert, je 4 Doppelmyoneme, also in Summa wieder 16 finden sich auf jeder Seite.

Fig. 18*e* stellt das entsprechende Ruhestadium dar; ebenso wie bei Trypanosoma noctuae findet auch hier schon frühzeitig die Kernvermehrung zur Mikrogametenbildung statt. Die Chromosomenzahl der 8 Kerne wird hierbei in derselben Weise von 16 auf 8 reduziert.

Auch die Bildung der Mikrogameten (Fig. 19) weicht nur in untergeordneten Kleinigkeiten von der des Halteridium ab. Die fertigen Mikrogameten sind nach demselben Plane gebaut, sie stellen kleine Trypanosomen oder Spirochaeten dar. Die Reifung und Befruchtung der Makrogameten (Fig. 20) ist ebenfalls bis auf die Unterschiede in der Chromosomenzahl übereinstimmend. Mit der Bildung des Ookineten ist der Zeugungskreis der Spirochaete ziemanni geschlossen.

Aufgabe der weiteren Forschung über diese Gruppe von Blutparasiten wird es nun zunächst sein, die Entwicklungsgeschichte der nächstverwandten Formen der Menschen und

der Vögel festzustellen. Die Entwicklung im Blut des warmblütigen Wirts erfolgt nach meinen Beobachtungen bei der Spirochaete anserina in derselben Weise wie bei der S. noctuae. Es gilt also zunächst experimentell auch beim Rekurrensfieber den zweiten Wirt ausfindig zu machen. Leider habe ich selbst hierzu nicht die Gelegenheit, da mir das Material fehlt; ich würde aber empfehlen, zunächst mit Wanzen die Experimente zu beginnen und dann erst zu anderen blutsaugenden Insekten überzugehen.



Fig. 19.
Bildung der Mikrogameten aus dem Mikrogametocyten von Spirochaete; der Restkörper zerfällt bei dieser Art hierbei meist in 2—3 Teile, rechts sieht man die zugrundegehende ektoplasmatische Hülle mit dem Rest der Nährzelle.

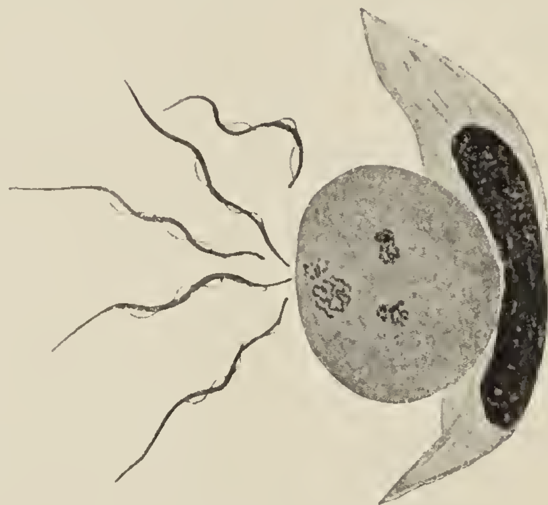


Fig. 20.
Befruchtung des Makrogameten von Spirochaete durch den Mikrogameten. Im Ektoplasma bemerkt man den weiblichen reduzierten Doppelkern (Kern und Blepharoplast mit je 8 Chromosomen); rechts die beiden Reduktionskörper. Die zugrundegehende Ektoplasmahülle mit dem Rest der Nährzelle liegt rechts.

Meine Beobachtungen über das Kleinerwerden der Spirochaeten bei ihrer Vermehrung bringen mich zu der Vermutung, daß auch beim gelben Fieber Spirochaeten die Erreger sein könnten. Da hier der Zwischenwirt bekannt ist, müßte man zunächst besonders genau die Malpighischen Gefäße untersuchen und sehen, ob man bei der infizierten Mücke hier nicht Abweichungen vom normalen Bau der Epithelzellen findet. Sollten die Parasiten hier so klein sein, daß man sie als Einzelindividuen nicht mehr erkennen kann, so wäre es vielleicht möglich, sie zur Agglutination zu bringen (nach Analogie der Vogelspirochaeten würde man zunächst versuchen, die Mücken nach einer reichlichen Ernährung hungern zu lassen usw.) und so optisch wahrnehmbar zu machen. Vielleicht werden aber im Blut des kranken Menschen auch gewisse Stadien gebildet (die Gameten), die man, wie bei dem Rekurrensfieber, nur nicht als Parasiten erkannt hat. Jedenfalls möchte ich hier anregen, von den Gesichtspunkten, die meine Befunde ergeben, an die Erforschung des gelben Fiebers heranzutreten[1]).

---

[1]) Das von Parker, Beyer und Pothier (in: Rep. Yellow Fever Inst. Bull., Nr. 13, 1903) beschriebene Myxococcidium stegomyiae halte ich für einen ähnlichen Sproßpilz, wie ich ihn bei allen stechenden Dipteren, die ich untersucht habe, im Darm und in den Ösophagusdivertikeln finde. Ihre Fig. 15 zeigt mit großer Deutlichkeit

Dasselbe gilt natürlich auch für die bekannten Trypanosomenkrankheiten der Säugetiere. Ferner finde ich bei den beiden hier geschilderten Blutparasiten so viele Beziehungen zu den Malariaparasiten, daß ich meine Untersuchungen über dieselben, die ich dem Abschluß nahe glaubte, wieder unter den neuen Gesichtspunkten beginnen mußte; ich werde später Gelegenheit haben, hierüber zu berichten. Hier sei nur erwähnt, daß ich die Überzeugung gewonnen habe, daß die Gattung Plasmodium in ihrer Stammesgeschichte von Formen ausgegangen ist, die den hier geschilderten Trypanosomen sehr nahe stehen, am nächsten der Spirochaete. Ich habe bis jetzt bewegliche, nach dem Bauplan der Trypanosomen entwickelte Stadien bereits an zwei Stellen des Entwicklungszyklus der Tertianparasiten gefunden, bei den Sporozoiten und Merozoiten. Ich hoffe nachweisen zu können, daß die Oocysten von Plasmodium ähnlich gebaut sind wie die Knäuel von Spirochaete, die sich aus den Ookineten entwickeln, daß die Sporozoiten nicht alle gleich sind, sondern daß man auch weibliche und indifferente unterscheiden kann, während die männlichen schon in der Oocyste zugrunde gehen. Die weiblichen sind nicht mehr imstande, sich in Trypanosomen zu verwandeln, es sind das die Formen, bei welchen ich die gregarinenartige Bewegung und das Eindringen in die Blutkörper beschrieben habe, die indifferenten, lebhaft beweglichen stellen echte Trypanosomen dar mit allen ihren Eigentümlichkeiten wie Blepharoplast, undulierender Membran usw. Diese Formen dringen nicht in Blutkörper ein, sondern heften sich nur an im Ruhestadium. Ich komme so zu einer teilweisen Bestätigung der Befunde Argutinskis. Er sowohl als ich haben unsere einseitigen Befunde vorschnell verallgemeinert. Denselben dreifachen Entwicklungsgang nehmen nun auch die Merozoiten; auch hier finde ich jetzt die Trypanosomen-ähnlichen Stadien, es sind dies die Formen, welche Friedrich Plehn schon richtig beobachtet hat. In meiner Tertianaarbeit konnte ich diese Befunde nicht deuten, jetzt kann ich sie sogar bestätigen. Ferner habe ich bereits angedeutet, daß mir auch die Umwandlung der Makrogameten vor den Recidiven mit der Parthenogenese der hier geschilderten Trypanosomen übereinzustimmen scheint und endlich wurde auch schon erwähnt, daß ich die Vererbbarkeit der Malariaparasiten bei den Mücken in einem Falle festgestellt habe. Alle die Untersuchungen sind aber noch weit von ihrem Abschluß entfernt, die Kleinheit des Objekts und die technischen Schwierigkeiten bilden große Hindernisse bei der Erforschung dieser Organismen.

Meine phylogenetischen Vorstellungen, die ich bisher aus dem vergleichenden Studium der verschiedenen einzelligen Blutparasiten gewonnen habe, kann ich ausführlich erst darlegen, wenn ich die Resultate meiner Untersuchungen über Karyolysus lacertae werde mitgeteilt haben, und die ausführlichere Arbeit von v. Prowazek über die Herpetomonas muscae-domesticae vorliegt. Hier kann ich nur kurze Andeutungen geben. Ich leite alle Haemosporidien, wie die meisten neueren Untersucher, von Flagellaten ab und komme dabei zu der Konstruktion eines Urschemas, das bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse der Gattung Trypanoplasma von Laveran und Mesnil am nächsten steht. Der spindelförmige Körper meines Urhämoflagellaten besteht aus Ektoplasma und Entoplasma; ersteres dient zur Lokomotion und Nahrungsaufnahme, letzteres zur Resorption der Nahrung. Jeder Teil hat sein als Kern ausgebildetes Zentralorgan; beide Kerne sind noch gleichwertig. Der lokomotorische Kern produziert den lokomotorischen Apparat in Gestalt von zwei gleichen Geißeln mit undulierenden Membranen; entwicklungs-

---

die Apiculatus-Hefe in Knospung. Ich glaube nicht, daß diese Parasiten etwas mit dem gelben Fieber zu tun haben, sondern die Stegomyia wird wie die anderen Culiciden auch ihren spezifischen kommensalen Sproßpilz haben, dessen bisher unbekannte Entwicklungsstadien diese Autoren beschrieben haben dürften.

geschichtlich entsteht der lokomotorische Apparat (Geißel, undulierende Membran und Myoneme) aus einer gleichpoligen Kernspindel, die von einem Tochterkern des lokomotorischen Kerns herrührt. Bei Trypanosoma noctuae ist die Spindel heteropol geworden und das eine Ende ist zur Geißel umgebildet, ich bezeichne dieses als das phylogenetisch vordere, die hintere Geißel ist also zurückgebildet, das Tier schwimmt mit dem Vorderende voran, die Agglutination der Formen und die Festheftung im Ruhezustande erfolgt mit den Vorderenden. Bei Spirochaete noctuae ist der entgegengesetzte Pol zurückgebildet, die hintere Geißel ist ausgebildet, das Tier schwimmt mit dem phylogenetisch hinteren Ende voran. Die Agglutination und Festheftung im Ruhestadium erfolgt mit den phylogenetisch vorderen geißellosen Enden, die jetzt bei der Bewegung die hinteren sind. Eine interessante Mittelform zwischen der hypothetischen Urform und der Spirochaete stellt ein Flagellat dar, den Poche bei einer Siphonophore entdeckt aber nicht richtig beschrieben hat. Nach neuen Untersuchungen des Herrn cand. Keysselitz[1]), die derselbe hier in Rovigno auf meine Anregung gemacht hat, stellt diese Form den Typus einer neuen Gattung dar, die er Trypanophis nennt; der Kern und Blepharoplast sind noch fast gleich stark entwickelt wie bei Trypanoplasma, aber eine Geißel (und zwar die vordere) ist schon zu einem winzig kleinen Anhang reduziert, während die andere als Randleiste einer mächtigen undulierenden Membran entwickelt ist.

Da die bekannten Trypanosomen der Säugetiere mit den geißellosen Enden agglutinieren, dürften sie nähere Beziehungen zu den Spirochaeten haben.

Herpetomonas hat nach v. Prowazeks Untersuchungen zwei verschmolzene Geißeln am Vorderende, diese Form dürfte aus der Urform durch Knickung der Geißelspindel und Vereinigung der gleichentwickelten Pole entstanden sein (vgl. die folgende Mitteilung v. Prowazeks).

Die Namengebung der Gattungen (oder höheren Gruppen?) der flagellaten Blutparasiten nach den zoologischen Nomenklaturregeln kann erst erfolgen, wenn man die Typen der betreffenden Gattungen bezüglich ihrer Morphologie und Entwicklungsgeschichte genauer studiert haben wird.

Typus von Trypanosoma ist der Froschparasit Trypanosoma sanguinis, aufgestellt 1844 von Gruby[2]). Es handelt sich zunächst darum, festzustellen, mit welchem Pol die Festsetzung dieses Organismus erfolgt, ist es der geißeltragende Pol, dann hatte ich recht, wenn ich die Halteridium-Flagellaten zu Trypanosoma stellte. Noch schwieriger wird die Feststellung der Entwicklung bei dem Typus von Spirochaete, der alten Ehrenbergschen S. plicatilis, die im Jahre 1838 entdeckt wurde, sein. Solange diese Feststellungen nicht gemacht sind, kann man aber meines Erachtens die Ordnung auf historischer Grundlage nicht herstellen. Es steht zurzeit in dem Belieben des einzelnen Untersuchers, was er als Spirochaete und Trypanosoma bezeichnen will. Ich habe für die Formen, die sich mit dem Geißelpol festsetzen, Trypanosoma gewählt, für die, welche sich mit dem geißellosen Ende festheften, Spirochaete.

Rovigno, den 15. Oktober 1903.

[1]) Die Arbeit wird im Arch. f. Protistenkunde, Bd. III, Heft 3 erscheinen.
[2]) In: Ann. Sci. nat. III. sér. Vol. 1, p. 105.

Nachtrag.

Nach Fertigstellung des Manuskriptes zu vorstehender Arbeit hatte ich Gelegenheit, in Berlin mit den Herren Reg.-Rat H. Kossel und Stabsarzt Dr. Weber über die Piroplasmose des Rindes und Hundes zu sprechen. Dabei erinnerten sich die Herren eines Befundes, welchen Stabsarzt Dr. Weber im August 1900 bei einer an Hämoglobinurie leidenden Kuh erhoben hatte, welcher aber trotz darauf gerichteter Aufmerksamkeit später niemals wieder beobachtet wurde. Es handelte sich um Blutpräparate, welche von einer Kuh etwa zwei Stunden vor dem Tode aus dem Ohrvenenblut hergestellt waren.

Von besonderer Wichtigkeit im Hinblick auf die oben geschilderten Erfahrungen bei Halteridium erscheint der damals nicht gewürdigte Umstand, daß die Präparate am späten Nachmittag angefertigt waren. Außerdem befand sich die Kuh in einem Stall, in welchen nur beim Öffnen der Tür Licht in geringer Menge eindringen konnte.

Über diesen Befund hatte damals Stabsarzt Weber folgendermaßen berichtet: „Es gelang mir in dem Blute dieser Kuh neben typischen Texasfieberparasiten Parasiten von Trypanosomenform zu finden, wie sie bisher noch nicht bei Texasfieber beobachtet worden und die auch bedeutend kleiner als die bei der Surrakrankheit beschriebenen Trypanosomen sind. Die weitere Untersuchung muß lehren, ob es sich um eine besondere Entwicklungsform des Texasfieberparasiten handelt, oder um eine zufällige Infektion mit einem zweiten Parasiten anderer Art.“

Da Präparate von diesem Fall noch vorhanden waren, so konnte die Morphologie dieser Trypanosomen mit denen der Piroplasmen verglichen werden. Es zeigte sich, daß sie in Größe, Habitus der Plasma- und Kernverhältnisse wohl zu der Annahme berechtigten, daß sie vielleicht als ähnliche Stadien in den Zeugungskreis der Piroplasmen gehören, wie die Trypanosomen des Halteridium in den Entwicklungskreislauf dieses Blutparasiten. Trotz des Alters der Präparate ließ sich Kern und Blepharoplast bei den Trypanosomenstadien noch deutlich unterscheiden. Denselben Dimorphismus der Kernverhältnisse haben wir seither auch bei den bekannten auf den Blutkörperchen schmarotzenden Stadien des Piroplasma der Hunde nachgewiesen. Reg.-Rat Kossel hatte ferner infolge seiner Studien bei den letzteren den Eindruck gewonnen, daß die Vermehrung der birnförmigen Stadien durch Längsteilung erfolgt.

Diese Befunde boten nun die Veranlassung, alte Ausstriche aus dem Inhalt der Darmschläuche von Zecken neu zu färben und zu untersuchen. Die Ausstriche waren im Jahre 1899 in Finland angefertigt (vgl. Kossel und Weber, Arbeiten aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, Bd. XVII, S. 460), und zwar aus dem Darminhalt von Zecken, welche auf hämoglobinuriekranken Rindern gesessen hatten. Auch in diesen Ausstrichpräparaten fanden sich trypanosomenähnliche Stadien, wie in den oben erwähnten Präparaten aus dem Blute einer hämoglobinuriekranken Kuh.

Hiernach glaube ich mich in Übereinstimmung mit den Herren Kossel und Weber zu der Aufstellung der Arbeitshypothese berechtigt, daß die Entwicklung der Piroplasmen des Rindes und Hundes in ähnlicher Weise wie die der Halteridien verläuft.

Diese Gedankengänge erhalten eine weitere Stütze durch die Nachricht, daß Theiler bei dem gewöhnlichen Redwater und dem Rhodesian Redwater Fever (African Coast Fever R. Kochs) Spirochaeten und Trypanosomen gefunden hat (vgl. Fortschritte der Veterinärhygiene 1903, Heft 4, und Lignières in: Arch. Parasit. Vol. VII, p. 406).

Nachtrag zu dem Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete.[1]

Hierzu Tafel XXVIII—XXIX.

Vorbemerkung.

Die „Halteridiumarbeit“ blieb durch den Tod Schaudinns unvollendet. In seinem Nachlaß fand sich eine Niederschrift zu einer Einleitung, eine größere Zahl von fertigen und unfertigen Zeichnungen, sowie eine Reihe von Notizen vor. Schaudinns Absicht war, das ganze Problem in Hamburg wieder von neuem zu bearbeiten und gleichzeitig auf einige in der Zwischenzeit erfolgte Angriffe, die gegen seine vorläufige Mitteilung gemacht worden waren, einzugehen. Bezüglich der systematischen Stellung beider Formen des Halteridium-Trypanosoma noctuae (Celli und San Felice) und Leucocytozoon-Spirochaete ziemanni hatte Schaudinn insofern seine Ansicht geändert, als er die Halteridiumform nicht mehr als Typus für die frei im Serum schmarotzenden Trypanosomen ansah und die Spirochaete ziemanni von den eigentlichen Spirochaeten abtrennte und nur an einem entfernten phylogenetischen Zusammenhang festhielt.

Um möglichst wenig fremde Ansichten in das Werk des Forschers einzufügen, habe ich mich nach einigem Zögern entschlossen, an dieser Stelle nur die fertige Einleitung, die für eine Veröffentlichung bestimmten Zeichnungen sowie einige erläuternde Erklärungen zu publizieren.

Einleitung von Dr. F. Schaudinn.

Untersuchungsmaterial.

Der Steinkauz (Athene noctua L.) ist ein Vogel, der sich sehr leicht in der Gefangenschaft halten läßt; seine Größe eignet ihn besonders zum Experimentieren, darum wurde er für diese Untersuchungen gewählt. Hier in Rovigno findet sich diese Eule reichlich vertreten, ihren melancholischen Ruf kann man jede Nacht von verschiedenen Seiten ertönen hören. Ich konnte auch mehrere frisch gefangene Individuen hierselbst erhalten. Eine weitere Anzahl habe ich von einem Vogelhändler aus Wien bezogen. Im ganzen standen mir 9 Eulen zur Verfügung. 3 davon waren frei von Parasiten, 2 von diesen waren diesjährige Junge, die, als sie in meine Hände kamen, noch Dunen an einzelnen Stellen des Körpers aufwiesen. Diese Jungen dienten zu je einem Infektionsversuch. Die alte Eule erwies sich als immun. Von den 6 übrigen Eulen hatten 2 nur Halteridiumformen im Blut, 1 nur das sogenannte Leucocytozoon, die 3 letzten wiesen beide Parasitensorten auf, bei einer von diesen verschwand aber während des Frühsommers die Halteridium-Infektion vollständig ohne zu recidivieren, während die anderen

---

[1]) Bearbeitet von Dr. v. Prowazek.

immer wieder Rückfälle von beiden Parasitensorten zeigten. Die beiden Halteridium-Eulen wurden, nachdem sie für das Studium dieser Form ausgenutzt waren, zu Infektionsversuchen mit Haemamöba ziemanni benutzt und dann seziert, die Leucocytozoon-Eule starb an einem Recidiv, ebenso eine der Halteridium-Eulen, die künstlich infiziert war. Das Material dieser 9 Eulen genügte bei planmäßiger Benutzung vollständig, um alle Stadien der Parasitenentwicklung zu erhalten. Erwähnt sei noch, daß bei einer Eule ganz zu Anfang auch Proteosoma gefunden wurde, aber neben Halteridium spärlich vertreten war; es verschwand jedoch bald aus dem Blut.

Die Fütterung der Eulen, die in viereckigen Drahtkäfigen mit weiten Maschen gehalten wurden, erfolgte mit frischen Fleischabfällen. Die Blutentnahme vollzog ich an der Brachialarterie; wenn man die Eule hierbei mit dem Kopf nach unten hält, dann verharrt sie regungslos, wie hypnotisiert in der Stellung ohne ein Glied zu rühren, man kann ihre Glieder legen wie man will, während sie sich aufrecht heftig sträubt und festgehalten werden muß. Besonders vorteilhaft ist diese Eigentümlichkeit bei den Temperaturmessungen, bei denen man das Thermometer in den After einführen muß.

Außer beim Steinkauz habe ich ähnliche Parasiten auch bei verschiedenen anderen Vögeln gefunden, darunter einige, bei denen diese Infektion bisher noch nicht bekannt war. Alle diese Vögel wurden aber nicht in der Gefangenschaft gehalten, sondern waren auf der Jagd erlegt oder tot vom Zoologischen Garten in Berlin mir geliefert worden. Vor 6 Jahren hatte ich bereits diese Untersuchungen begonnen, war aber damals noch zu wenig geübt in diesem Gebiet und hatte auch nicht die richtigen Gesichtspunkte; ich hielt daher damals alle Halteridium-ähnlichen Parasiten wie manche andere für Angehörige derselben Art.

Jetzt, wo ich die Überzeugung von der Mannigfaltigkeit der Spezies dieser Blutparasiten gewonnen habe, könnte ich das Material besser ausnützen; mit den alten Blutausstrichen aus jener Zeit ist leider nicht mehr viel anzufangen. Ich kann also vorläufig nur eine Liste der Wirte geben, bei denen ich Halteridium-ähnliche, Proteosoma-ähnliche und sogenannte Leucocytozoen wie Haemamöba ziemanni fand.

I. Vögel, bei denen Proteosoma-ähnliche Blutparasiten von mir gefunden wurden:

1. Falco tinnunculus L. (Berlin) . . . . 1 mal beobachtet, 3 Individuen untersucht
2. Athene noctuae L. (Berlin, Rovigno) . . . . . 2 „ „ 12 „ „
3. Lanius excubitor L. (Berlin) . . . . 1 „ „ 6 „ „
4. Passer domesticus L. (Berlin) . . . . 2 „ „ 36 „ „
5. Fringilla coelebs L. (Berlin) . . . . 2 „ „ 5 „ „
6. Fringilla citrinella L. (Rovigno) . . . . 3 „ „ 5 „ „
   Hier ist der Parasit auch spezifisch verschieden von dem des Sperlings; erreicht z. B. nur die halbe Größe und enthält wenig Pigment.
7. Alauda arvensis L. (Berlin) . . . . 1 mal beobachtet, 8 Individuen untersucht
8. Cardinalis virginianus Bp. (Berlin, Zoolog. Garten) 1 „ „ 1 „ „
9. Anasquesquedula L. (Berlin) . . . . 3 „ „ 3 „ „
10. Cygnus nigricollis (Berlin, Zoologischer Garten) 1 „ „ 1 „ „

II. Vögel, bei denen Halteridium-ähnliche Formen gefunden wurden:

1. Falco tinnunculus L. (Berlin) . . . . 2 mal beobachtet, 3 Individuen untersucht
2. Otas brachyotus L. (Berlin) . . . . 1 „ „ 2 „ „

3. Athene noctua L. (Berlin, Rovigno)	6 mal	beobachtet,	12	Individuen untersucht
4. Lancus spec. (Rovigno)	1 „	„	3	„ „
5. Emberiga cirlus L. (Rovigno)	2 „	„	7	„ „
6. Passer domesticus (italicus) (Rovigno)	4 „	„	6	„ „
7. Alauda arvensis L. (Berlin)	5 „	„	8	„ „
8. Columba livia L. (Berlin, Rovigno)	8 „	„	22	„ „

III. Vögel, bei denen Formen gefunden wurden, die der Haemamöba ziemanni aus dem Steinkauz ähnlich waren:

1. Otus brachyotus L. (Berlin)	1 mal	beobachtet,	2	Individuen untersucht
2. Athene nuctua L. (Berlin, Rovigno)	6 „	„	12	„ „
3. Lancus spec. (Rovigno)	3 „	„	3	„ „
4. Anasquesquedula L. (Berlin)	2 „	„	3	„ „
5. Caccabis rufa L. (Berlin, Zoologischer Garten) .	1 „	„	1	„ „

Die Beschaffung des Mückenmaterials für die Infektionsversuche bereitete keine Schwierigkeiten, ebensowenig wie die Zucht der Culex. Zum Stechen wurden die Mücken in viereckige Gazebehälter, die über die Käfige gestülpt wurden, gebracht. Außer mit Culex pipiens habe ich Versuche mit Culex annulatus, Culex annulipes und Anopheles claviger gemacht. Bei keiner dieser Arten, außer der ersten, habe ich auch nur das Stechen der Eulen erzielen können, obwohl ich immer wieder zahlreiche Individuen in die Käfige brachte. Culex pipiens hingegen sticht meist leicht mit bestimmten Ausnahmen, die später erörtert werden sollen.

Untersuchungsmethoden.

In meiner Arbeit über den Tertianparasiten habe ich (S. 188) eine eingehende Schilderung der benutzten Untersuchungsmethoden gegeben. Dieselben habe ich auch bei dieser Arbeit angewendet und verweise daher auf das dort Gesagte. Nur wenig habe ich noch hinzuzufügen. Ebenso wie dort wurde die Beobachtung der lebenden Objekte in den Vordergrund gerückt. Die meisten Vorgänge während der Entwicklung der Parasiten wurden erst am lebenden Tier beobachtet; bei diesem ersten Studium übersieht man naturgemäß auch viele Einzelheiten und Vorgänge, es ist daher notwendig, diese Beobachtungen an den ersten Stadien auch in konserviertem Zustande genauer und in Muße zu studieren, und zwar nach den verschiedensten Methoden, um dann schließlich noch einmal das lebende Objekt zur Kontrolle zu Rate zu ziehen und zu sehen, wieviel man von den am konservierten Objekt erkannten Details nunmehr erkennt. Man ist immer wieder erstaunt, wie wenig man bei der ersten Untersuchung die lebenden Tiere erkannt hat. Meist ist es gewissermaßen nur das Skelett für die späteren Beobachtungen; man sieht anfangs mehr die Vorgänge im Großen und nachdem diese dann aufgefaßt sind, erst ihre Einzelheiten; je öfter man diese kombinierte Methode anwendet, desto mehr neue Überraschungen wird man erleben. Dinge die man anfangs genau gesehen und auch gezeichnet zu haben glaubte, erhalten schließlich doch wieder ein anderes Gesicht. Zu einer vollständigen Ausbeutung der Einzelheiten gelangt man eigentlich niemals und die Zweifel und Gewissensbisse bei der Deutung der Befunde hören zum Glück für den Fortschritt nie auf. Jeder Abschluß der Beobachtung ist daher für mich ein nur mit großer Energie zu bewerkstelligender künstlicher Riß. Man empfindet die Richtigkeit

des Satzes von dem Stückwerk des Wissens um so mehr, je tiefer man sich bemüht in das Objekt einzudringen.

Für die Beobachtung des lebenden Objekts lassen sich schwer Anweisungen geben, der Erfolg hierbei hängt von zu vielen Faktoren ab, unter denen das Talent des Beobachters selbst wohl die wesentlichste Rolle spielt, der sich dann die Übung hinzugesellt. Ich habe bei Vielen gesehen, wie leicht aber auch wie schwer das Sehen am lebenden Plasma gelernt werden kann. Das Variieren der Beobachtungsbedingungen, Wechsel von Tageslicht und künstlichem Licht, Blendenbenutzung und die Kunst der Mikrometerschraubenführung müssen zu gewisser Virtuosität ausgebildet werden, für die es keine Lehrbücher gibt. Die besten Übungsobjekte bilden jedenfalls, wie ich schon in meiner Malariaarbeit ausgeführt habe, die Protozoen mit ihrer Mannigfaltigkeit der Lebensbetätigung auf kleinstem Raume.

Von den Konservierungsmethoden leistet keine Vollkommenes, sie sind nur ein Notbehelf. Aber die Kombination verschiedener derselben dürfte uns doch ein annähernd richtiges Bild des Objekts geben, indem die eine diesen Teil der Zellen, eine andere jenen besser erhält. Man kann stets feuchte und trockene Konservierung bei diesen Blutparasiten in allen ihren Stadien anwenden, weil das Medium, das Blut besser bei der Trockenmethode erhalten bleibt, während die Parasiten bei feuchter Behandlung weniger leiden.

I. Nasse Konservierungsmethoden.

Dieselben wurden angewendet für folgende Sorten von Präparaten:

1. Deckglasausstriche des Eulenblutes (cf. meine Malariaarbeit, S. 190).
2. „ der Organe der Eule (Milz, Knochenmark, Leber, Niere usw.).
3. „ des Eulenblutes aus dem Mückendarm.
4. „ der Organteile der Mücken (Durchschnitte, Malpighische Gefäße, Eier usw.).
5. Tupfpräparate der in 2 und 4 erwähnten Organe.
6. Totokonservierung der Mückenorgane für direkte Montierung oder Schnittmethode.
7. Totokonservierung der Organstücke der Eulen für die Schnittmethode.

a) Sublimat-Alkohol (2:1). Zwei Teile konzentr. wässeriger Sublimatlösung und 1 Teil Alc. absol. mit oder ohne Zusatz einer Spur Eisessig heiß angewendet. Auswaschen in Jodalkohol, Härtung in Alkohol steigender Konzentration. Färbung mit Grenachers Hämatoxylin (konzentriert kurze Zeit, stark verdünnt lange Zeit bis 48 Stunden), Heidenhains Eisenhämatoxylin, Romanowsky-Methoden (cf. Trockenmethoden), Untersuchung in Wasser, Glycerin oder Kanadabalsam. Blutkörperchen der Eule werden deformiert, Parasiten auch oft; gut erhalten sind die entoplasmatischen Strukturen der Parasiten und die Kerne; gut für 4, 5, 6, 7; weniger gut für 1—3. Kernfärbung bei Grenacher für Chromatinbildungen besser, bei Heidenhains Färbung für Plastin und Centrosomen; schlecht für die äußere Körperform und die periplasmatischen Organellen der Flagellaten-Stadien.

b) Osmium-Gemische. Es kamen Flemmingsche und Hermannsche Mischung zur Anwendung ohne wesentliche Unterschiede aufzuweisen. Weiterbehandlung wie bei a) bis auf das Auswaschen, das mit Wasser erfolgte. Färbung wie bei a), Untersuchung ebenso. Blutkörper der Eule besser als bei a), aber auch noch deformiert. Äußere Körperform der Parasiten meist besser. Entoplasma und Kerne schlechter. Centrosomen und Plastin besser, Chromatin schlechter. Periplasma gut. Im allgemeinen

gegen a) schlechter wirkend, nur gewisse Einzelheiten der Organismen sind deutlich zu ermitteln.

Bei der Paraffineinbettung leiden viele Stadien der Parasiten stark, trotz der größten Vorsicht; die Schnittmethode ist bei diesen Stadien hauptsächlich für topographische Zwecke zu verwenden und für einzelne Details der periplasmatischen Apparate der Flagellaten-Stadien.

II. Trockene Konservierungsmethoden.

Angewendet bei 1, 2, 3, 4.

a) Osmiumräucherung (Argutinsky's Methode), Färbung mit Hämatoxylin (Grenacher) oder nach Heidenhain, verschiedene Romanowsky-Färbungen. Gut für Körperform der Parasiten, und periplasmatische Organellen der Flagellaten, schlechter für Kernverhältnisse.

b) Alkohol-Fixierung (gewöhnliche Ausstrichmethode) Färbung wie bei a). Gut für allgemeine Orientierung über die Kernverhältnisse der Parasiten; Körperform und periplasmatische Bildungen schlechter wie bei a) erhalten.

c) Mazerations-Methode. Die auszubleichenden Gebilde werden mit einem minimalen Quantum von physiologischer Kochsalzlösung verdünnt, deren Konzentration bei langsamerem oder schnellerem Eintrocknen langsamer oder schneller steigt, wobei es zu gewissen Quellungs- und Mazerationserscheinungen im Körper der langsam absterbenden Parasiten kommt. Fixierung mit Alcohol absol. oder Osmiumdämpfen. Färbung wie bei a). Gibt die verschiedensten Erhaltungszustände der Parasiten und mazeriert oft ihre Organellen, so daß man ihre feinere Zusammensetzung erkennen kann (z. B. Spermatozoen).

Ferner werden die Kerne meist etwas deutlicher, sie quellen auf, ihre Bestandteile werden auseinandergezogen und dann beim Trocknen oft in eine Ebene auseinandergelegt. Diese Methode ist besonders vorteilhaft, um Klarheit über die Zahl der Chromosomen zu erhalten, die in derartig behandelten Präparaten oft sehr schön isoliert auseinandergelegt erscheinen. Natürlich sind diese Kunstprodukte mit Vorsicht und nur in Verbindung mit Beobachtungen nach den anderen Methoden zu deuten. Meist ist von 5—6 Präparaten nur eins gerade im richtigen Zustande der Quellung und Mazeration, das dann aber unschätzbare Aufklärungen geben kann.

Unentbehrlich für die Studien an diesen Blutparasiten ist die Romanowskysche Färbung, die bei weitem die schönsten Kernbilder ergibt und auch bei der Ermittelung der periplasmatischen Differenzierungen hervorragende Dienste leistet. Wie ich aber schon in meiner Malariaarbeit auseinandergesetzt habe, ist sie mit Vorsicht zu benutzen und stets durch andere Färbungen zu kontrollieren. Sie leistet an Variationsmöglichkeit ebensoviel wie die Heidenhainsche Methode bei der nassen Konservierung; man kann jeden gewünschten Färbungsgrad mit ihr erzielen.

Ich habe hauptsächlich drei Modifikationen dieser Färbung angewendet, die Nocht'sche [98], Ziemann'sche und Giemsa'sche. Letztere ist die sauberste und bequemste und ermöglicht ebenso wie die beiden ersteren bei Gebrauch der Differenzierung durch Alkohol alle Abstufungen der Tinktion. Ich habe meist 24 Stunden in einer starken Mischung gefärbt und dann je nach Wunsch mit Alkohol differenziert; ich will für einzelne Stadien als Beispiele angeben, wie lange man färben muß, um dieses oder jenes Organell recht deutlich zu machen. Mischung nach Giemsa (1902) S. 308.

Ich stelle zunächst die vorrätig zu haltende Lösung des Azur II her in 0,8 ‰ wässeriger Lösung, die 0,05 ‰ Eosinlösung bereite ich aus 1 % Stammlösung bei jedesmaligem Gebrauch und mische dann 10 ccm der Eosinlösung mit 3 ccm der Azurlösung für jedes Deckglas. Nach 15 Minuten sind die Kerne genügend gefärbt bei den Trypanosomenstadien; 2–3 Stunden genügen meist für die periplasmatischen Differenzierungen dieser Stadien. Cochliosomagameten müssen meist 24 Stunden in der Mischung verbleiben, um dann durch 5—6 maliges Eintauchen in Alcohol absol. differenziert zu werden. Die Spirochaetenstadien dieser Parasiten geben deutliche Differenzierung ihrer Kerne und der periplasmatischen Bildungen erst, wenn man nach 24 Stunden die Mischung erneuert und nochmals 24 Stunden färbt, ohne dann zu differenzieren. Man muß also fast für jedes Stadium der Parasiten die richtige Dauer der Färbung und Differenzierung ausprobieren. Dieselben Effekte kann man aber auch mit der Ziemannschen Methode erzielen, nur sind hier die Niederschläge meist dichter, daher aber auch oft die Farbentöne leuchtender; es gleicht überhaupt trotz scheinbar ganz konformer Behandlung fast kein Romanowsky-Präparat ganz einem anderen, es lassen sich daher auch keine genauen Regeln über diese Färbung angeben. Erwähnt sei noch, daß man eine schöne Differenzierung der sogenannten Geißelwurzel und des periplasmatischen Apparates gegenüber dem entoplasmatischen Kern erhält, wenn man die Romanowsky-Präparate in stark salzhaltigem, alkalischem Wasser abspült. Ich habe z. B. bei Abspülen mit Seewasser dieselben Bilder erhalten wie Laveran und Mesnil bei den Trypanosomen der Ratte nach ihrer Methode (Bleu de Borrel und Eosinmischung), das heißt die Geißelwurzel violett, den Kern leuchtend karminrot.

Die Romanowsky-Präparate werden entweder gleich im Wasser untersucht oder in Cedernöl eingebettet. Leider halten sich die Färbungen trotz sorgfältigsten Manipulierens in ihrer ursprünglichen Frische und Leuchtkraft nur selten lange. Man kann die Präparate dann aber wieder frisch färben.

Für das Studium des Pigmentes der Halteridiumstadien ist der Polarisationsapparat sehr vorteilhaft, weil das Pigment bei gekreuzten Nikols leuchtet, also doppeltbrechend ist, wie das der Malariaparasiten der Menschen. Daß A. Plehn (1903) diese Angabe von mir für die Malariaparasiten nicht bestätigen konnte, bedauere ich selber; er hat aber augenscheinlich eine andere Vorstellung über Doppelbrechung, wie aus einer Korrespondenz, die ich mit ihm führte, hervorgeht. Er schreibt: „Entscheidend (gegen meine Angabe der Doppelbrechung) dürfte sein, daß der bekannte Farbenwechsel bei Einfügen der verzögernden Kalkscheibe (Rot I. Ordnung) regelmäßig ausbleibt.“ Es ist richtig, daß der Farbenwechsel nicht wahrzunehmen ist, beweist aber nur, daß man über die Art der Doppelbrechung nichts aussagen kann, denn das Leuchten des Pigments selbst am lebenden und konservierten Tier wird auch Plehn schließlich zugeben müssen. Und wenn ein Körper zwischen gekreuzten Nikols überhaupt leuchtet, so ist er eben doppeltbrechend. Cf. Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops, Leipzig 1892, S. 9: „Sind beide Nikols im Mikroskop rechtwinklig gekreuzt und wird irgendein durchsichtiges Objekt in gewöhnlicher Weise zwischen Polarisator und Objektiv gebracht, so kann zweierlei eintreten: entweder bleibt das Gesichtsfeld dunkel oder es erfährt eine mehr oder minder starke Aufhellung. Im letzteren Fall ist das Objekt doppeltbrechend oder optisch anisotropisch.“ Dies letztere trifft für die feinsten Pigmentteilchen der Haemosporidien, gleichgültig ob sie isoliert sind oder sich im lebenden oder konservierten Tier befinden, zu. Außerdem sind sie auch bei durchfallendem Licht stark lichtbrechend, sie leuchten dann auch auf. An ihrer Anisotropie scheint mir aber kein Zweifel möglich zu sein. Über die Art derselben habe ich bisher weder etwas ausgesagt noch ermittelt.

Unentbehrlich für das Studium der Präparate ist ferner ein exaktes verschiebbares Objektiv mit Nonien, um dasselbe Objekt wiederholt untersuchen zu können. Ich benutzte den großen Kreuztisch von Zeiß. Als optische Instrumente stand mir zuerst ein großes Stativ von Seibert, mit den Apochr. Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 8, 12, 18, hier in Rovigno das große Mikroskop von Zeiß mit der entsprechenden Immersion dieser Firma und den Okularen 2, 4, 6, 8, 12, 18 zur Verfügung. Gezeichnet wurde mit dem großen verbesserten Abbéschen Zeichenapparat derselben Firma.

Als Lichtquelle wurde außer Tageslicht ein Acetylenbrenner von 40 Kerzen Stärke benutzt.

(Soweit das Manuskript Schaudinns. Prw.)

Im Blute der infizierten Eulen findet man zumeist zwei Halteridiumformen, und zwar dunklere mit feinerem Pigment versehene Makrogametocyten und blasse Mikrogametocyten. Fig. 1 ist ein junger Makrogametocyt und ein etwas älterer Mikrogametocyt in derselben Zelle abgebildet. Fig. 2 und 3 stellt ältere Mikrogametocyten dar, während die Fig. 4—8 sich auf reifere Makrogametocyten beziehen; ihr Protoplasma ist oft auffallend deutlich alveolär strukturiert (Fig. 7, 8) und besitzt zuweilen an der äußeren Peripherie eine eigenartig gewellte Kontur, die man eventuell auf eine in ein Blutkörperchen eingedrungene Trypanosomenform zurückführen kann, noch deutlicher gestalten sich diese Verhältnisse bei eingedrungenen männlichen Formen (Fig. 9), hier sieht man außerdem Reste eines Blepharoplastes und eines undulierenden Randfadens. Bei vielen weiblichen Formen kann man bei entsprechend intensiven Färbungen auch ein kleines Körperchen, den Blepharoplast nnd eine zarte Fibrille, die zu dem Hauptkern führt, feststellen. Diese Fibrille kommt auch bei den Trypanosomen vor und wurde in der Zwischenzeit von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben.

In dem Eulenblute findet man außerdem nicht scharf ausgeprägte sogenannte indifferente Formen, die nicht selten neben dem großen Kern eine Vacuole und einen Blepharoplast erkennen lassen. Freie Trypanosomenstadien werden in Fig. 10 abgebildet, sie dringen in die Blutkörperchen ein, die undulierende Membran wird resorbiert und der Blepharoplast tritt in den zentralen Kern ein. [Bei den weiblichen Formen beobachtete ich wiederholt, daß der Blepharoplast gegen den Rand wandert, hier aufgebläht, vacuolisiert, sowie schließlich abgestoßen wird. Prw.] Ältere Stadien bringt Fig. 11 zur Darstellung. [Ich fand häufig in den Präparaten Formen, die noch deutliche Trypanosomengestalt besaßen, dagegen konnte ich keine freien Formen mit deutlicher Membran beobachten. Prw.]

Vermehrungsstadien dieser Halteridienformen wurden in keinem Falle gefunden, noch konnten Andeutungen einer Schizogonie konstatiert werden, obzwar daraufhin die inneren Organe der alten und jungen Eulen untersucht wurden und man ist daher, wie auch Lühe betont, zu dem Schluß berechtigt, daß die Vermehrung im freien, beweglichen Zustande durch Zweiteilung erfolgt.

Daß aus den Halteridien Trypanosomen werden können, dafür spricht auch folgender Umstand: Es wurden aus dem Blut von Eulen, die wiederholt vorher in größeren Zeitabständen untersucht worden sind und in dem nur Halteridien (keine Leucocytozoen) gefunden wurden, Blutserumkulturen angelegt und nach einiger Zeit traten hier die bekannten Flagellaten auf. Eine derartige Kultur wurde im Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg 4 Jahr fortgezüchtet.

[Fülleborn legte im Juni und Juli 1905 Agar-Blut-Kulturen von Eulenblut, das gleich-

zeitig mit Halteridium noctuae und Leucocytozoon ziemanni infiziert war, an und es entwickelten sich daraus Flagellatenformen; diese Kulturen wurden bis jetzt durch 12 resp. 35 Passagen von ihm weitergezüchtet und leben heute nach fast 3 Jahren noch. Wenn das verwendete Eulenblut bei mikroskopischer Untersuchung Halteridien und Leucocytozoen enthielt, war auch die Kultur regelmäßig erfolgreich, dagegen nur ausnahmsweise, wenn die mikroskopische Untersuchung negativ ausgefallen war. Von Trypanosomen wurden in dem Blute der zahlreichen bei Tag und Nacht untersuchten Eulen nur die großen auf Leucocytozoon ziemanni zu beziehenden Formen gefunden, dagegen niemals kleinere Formen, so daß es unwahrscheinlich ist, daß eine Infektion mit gewöhnlichen Vogelblut-Trypanosomen übersehen und etwa diese und nicht Halteridien oder Leucocytozoen gezüchtet wurden. Anscheinend gelang die Übertragung von Halteridien durch Eulenblut auf eine vorher durch die Kulturmethode geprüfte und als negativ befundene Eule. Eine Eule, die nie Parasiten im Blut gezeigt hatte und deren am 19. 7. 05 angelegte Blutkultur steril blieb, wurde kurz darauf mit Eulenblut, das Halteridien und Leucocytozoen enthielt, geimpft und die am 4. 8. 05 von dieser Eule angelegte Blutkultur war nun positiv. Ihr Blut enthielt jetzt, wie Schaudinn feststellte, der während eines Urlaubes von Fülleborn die Untersuchung der Versuchstiere übernommen hatte und auch die übrigen Präparate Fülleborns nachkontrollierte, auch bei mikroskopischen Untersuchungen ganz junge Halteridien, die am 15. 8. 05 erheblich herangewachsen waren.

Nicht einwandfrei waren die Versuche, Eulen mit aus Eulenblut gezüchteten Flagellaten zu infizieren. Eine freie Eule war am 27. 5. 05 mit Halteridien und leucocytozoenhaltigem Blute infiziert worden, jedoch war die Infektion nach der mikroskopischen Untersuchung anscheinend nicht erfolgreich gewesen; dieselbe Eule wurde alsdann am 19. 6. 05 mit einer 10 Tage alten Kultur infiziert, die von einer Eule stammte, die Halteridien und Leucocytozoen im Blut gehabt hatte. Am 15. 7. und 4. 8. war die mikroskopische Untersuchung negativ, doch war eine am 4. 8. mit dem Blute derselben Eule angelegte Blutkultur positiv und als die Eule am 12. 8. starb, fand Schaudinn in ihrem Blute junge Leucocytozoen in ihren weißen Blutkörperchen. Sämtliche anderen Übertragungsversuche blieben negativ. Fülleborn].

[Im Institut für Infektionskrankheiten sind häufig Züchtungen von Trypanosomen aus mit Halteridium und Leucocytozoen infizierten Eulen gelungen, und zwar konnten mehrmals 2 verschiedene Arten gesondert in Kulturen erhalten werden, einmal größere Formen mit mehr endständigen Geißeln, die den Schaudinnschen Trypanosomenstadien von Halteridium gleichen, und dann schlankere Formen, die den Blepharoplast am Hinterende hatten und eine undulierende Membran aufwiesen. Bei den Halteridiumtrypanosomen konnte ich öfters und ebenso auch vor mir Herr Dr. Töpfer in den ersten 24—48 Stunden in den Kulturröhrchen neben vielen degenerierenden Makrogametocyten gut bewegliche Ookineten von Halteridium teils mit, teils ohne Pigment beobachten. Nach 48 Stunden sah ich auch die ersten Flagellaten (äußerst spärlich), die in ihrem Habitus ganz mit den Ookineten übereinstimmten.

Die schlankere Art, die Herr Dr. Rosenbusch gezüchtet hat, hat ein starres Hinterende. In diesen Kulturen findet man häufig Doppelformen, wie die Fig. 17 von Schaudinn. Einigemal beobachteten wir Formen, die im Leben direkt etwa einer großen echten Spirochaete glichen und sich wie diese aufgeknäuelten, aufrollten und wieder streckten. Gefärbt zeigten diese Formen deutlich Kern, Blepharoplast und undulierende Membran. Ob die ein einzigesmal von Herrn Dr. Töpfer in einer Kultur erhaltenen sehr feinen Spirochaeten von solchen Formen etwa ausgegangen sind, vermag ich nicht anzugeben. Jedenfalls waren die Formen von Herrn Dr. Töpfer nicht, wie Novy auf Grund eines ihm von Herrn Dr. Töpfer übersandten, offenbar ausgeblaßten

Präparates behauptete, echte Spirochaeten, sondern besaßen wie die Leucocytozoonspirochaeten deutlichen Kern und Blepharoplast. Hartm.]

[Junge uninfizierte Eulen, die durch Monate wiederholt untersucht und in Gazekäfigen in der Stadt gehalten wurden, wurden mit den oben erwähnten Halteridiumkulturen wiederholt infiziert, es konnten aber bis jetzt nach 8 Monaten in keinem Falle Halteridien im Blute nachgewiesen werden. Wie ich höre, ist aber dieses Experiment Schaudinn in einem Falle im positiven Sinne gelungen. Die negativen Versuche sprechen natürlicher Weise nicht gegen die Trypanosomentheorie, weil die Trypanosomen zu ihrer weiteren Entwicklung auch eines Zwischenwirtes bedürfen und man nicht in allen Fällen mit den Kulturen der Protozoen infizieren kann. Prw.]

Die Art der Befruchtung des Halteridium ist durch die grundlegenden Untersuchungen von Mac Callum bekannt. Die Mikrogametocyten differenzieren sich vielfach aus den indifferenten Halteridien, besitzen ein blässeres Protoplasma und einen großen chromatinreichen Kern. Der große Kern entspricht dicht zusammengelagerten Gruppen von 8 Doppelkernen. Er lockert sich auf, das Chromatin wird über ein alveolares Gerüst weithin verstreut, während die den 8 Kernen entsprechenden Karyosomblepharoplastanteile zu einem eigenartigen, mäandrischen gewundenen Kernband im Innern der rötlichen Kernmasse sich ausbilden. Die Reifung der 8 Mikrogameten folgt aus den Fig. 12—19. Schließlich liegen in dem hellen, alveolaren Protoplasma 8 Doppelkerne mit einem unreduzierten Blepharoplast und einem somatischen Kern, ringsherum ist eine chromatische Masse nachweisbar, die einem vegetativen Chromidium entspricht, das seine Dienste geleistet hatte und nun abgestoßen wird. Die Blepharoplaste der Mikrogameten teilen sich alsbald und die derart entstehenden „Zentralspindeln" stemmen sie gleichsam aus der Oberfläche des degenerierenden, flüssigkeitsreichen Mikrogametocyten heraus. [Es werden gleichsam die beiden Colloidphasen des Protoplasmas hier gesondert und die Gelphase desselben führte zur Ausbildung der Mikrogameten. Prw.] Der Kern des Mikrogameten wird in das Zentrum des fadenförmigen Gebildes gezogen. Eine undulierende Membran sowie ein endständiges Centriol sind gleichfalls nachweisbar (Fig. 22, 23). Die fertigen Mikrogameten besitzen eine undulierende Membran, einen in die Länge gezogenen Kern, einen Blepharoplast sowie Centriolen und entsprechen so dem Schema der Trypanosomen. Dieselbe Konfiguration der Mikrogameten konnte Hartmann für Proteosoma nachweisen und beobachtete hier bei den Makrogametocyten Blepharoplaste. Der Rest der Mikrogametocyten teilt sich zuweilen in zwei Teile (Fig. 24), degeneriert meist aber ziemlich rasch, indem das Protoplasma grob alveolar strukturiert wird und das Chromatin zusammenklumpt (Fig. 25, 26).

Sobald der Makrogamet aus dem Blute des Vogels herauskommt, rundet er sich ab, sprengt die Erythrocytenhülle, das Chromatin der Kerne bildet einen langen Chromatinfaden (Synapsis?). Der Blepharoplast rückt ins Innere des Kerns und es kommt zu der von Schaudinn S. 406 der vorläufigen Mitteilung geschilderten Reduktionsteilung. Es werden zwei Reduktionskörper gebildet. Die Reduktionskörper bestehen aus den reduzierten Teilen des Zentralkerns und dem Blepharoplastkaryosomteil (Fig. 27, 28, 29, 32). Der Mikrogamet springt durch einen Empfängnishügel in den Makrogameten (Fig. 26) ein und sein Geißelapparat geht bald zugrunde. Die folgenden Fig. 27—32 bringen diese Befruchtungsstadien besser zur Darstellung als langatmige Schilderungen.

Der würmchenartige Ookinet sammelt dann die überflüssigen Exkretkörnchen und die beiden Reduktionskerne im Hinterende der Zelle, — sie werden hier in einen gallertartigen Plasmaklumpem eingehüllt und bei den Kriechbewegungen des Ookineten abgestoßen (Fig. 33).

Erst jetzt wird der Blepharoplast der Mikrogameten reduziert und man findet im Hinterende des „gereinigten“ Ookineten abermals zwei allerdings viel kleinere Kerne — die beiden Blepharoplastreduktionskerne (Fig. 34, 35, 36), die viel später mit einem zugehörenden Protoplasmateil abgestoßen werden.

Die beiden Sexualkerne rücken ineinander und es wird die von den meisten Sporozoen bereits mehrfach beschriebene, langgestreckte Befruchtungsspindel gebildet, deren Pole die reduzierten Blepharoplasten einnehmen (Fig. 34).

Der Kern rundet sich dann ab, die Blepharoplasten dringen in das Zentrum des Kerns ein und bilden den Karyosomkern des Ookineten. Diese Periode im Zeugungskreis des Halteridium schließt mit einem länger dauernden Vermischungsstadium der mütterlichen und natürlichen Kernteile im eben gebildeten Synkaryon. Es wurde in Fig. 35 besonders zur Darstellung gebracht.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Entwicklung der Trypanosomen aus dem Ookineten, die durch eine größere Reihe von fertigen Zeichnungen veranschaulicht wird. Für die Trypanosomentheorie wäre es von besonderer Wichtigkeit gewesen, Ookineten zu finden, die noch Pigment enthalten, jedoch sich bereits in ein Trypanosoma umbilden — trotz langen Suchens gelang es aber nicht, ein derartiges Stadium zu finden. Das früheste Stadium, das sich auf die Trypanosomenumbildung bezieht und das noch Pigment enthält, wurde in Fig. 35 abgebildet. Der Ookinet entledigt sich zum ersten Male der Reservestoffe und der zwei Reduktionskörper des Blepharoplasts (im ersten Falle wurden die zwei Reduktionskörper des zentralen Makrogametenkerns mit dem Pigment abgestoßen). Von dem Karyosom des zentralen Kerns hat sich durch eine ungleichhälftige Teilung ein neuer Blepharoplast, der sich bereits wiederum teilt, gebildet.

[Bei der Untersuchung der Ookineten fiel es auf, daß die Massenverhältnisse des Protoplasmas zum Kern äußerst variabel sind, viele Ookineten gehen zugrunde und man trifft ganze Haufen von freiem abgestoßenem Pigment an. Auch findet man nicht selten kernlose Ookineten, die sonst keine Anzeichen von Degeneration zur Schau tragen. Kernlose Individuen wurden jetzt bei den Amoeben, Trypanosomen (Schaflaustrypanosomen), Schlafkrankheitstrypanosomen, Kalaazar-Flagellaten, bei Gregarinen, Coccidien, ja selbst Ciliaten (Euplotes u. a.) gefunden. Da bereits früher nachgewiesen wurde, daß unter Umständen die kernlosen Individuen regenerieren, ja hyperregenerieren (Stentor) können, so darf man von diesen Formen nicht mehr wie von Todeskandidaten reden — unter Umständen bilden sie wieder einen neuen Kern aus. Allerdings dürfte die Existenz von solchen Zellen die Lehre von der Kernplasmarelation nicht sonderlich stützen. Prw.]

Die Ausbildung der Ookineten zu Trypanosomen geht in der Weise vor sich, wie es bei fast allen Trypanosomen eingehend von verschiedenen Autoren beschrieben worden ist.

Durch eine ungleiche Teilung geht aus dem Karyosom des Zentralkerns, in dem man noch das kleine Centriol sieht (Fig. 36), der Blepharoplast hervor, der sich wieder ungleich teilt (Fig. 37). Aus diesem dritten Teilstücke bildet sich dann der Randfaden der undulierenden Membran (Fig. 38, 39). In Fig. 40, 41 sind später Stadien der Trypanosomenumbildung abgebildet. Fig. 42—45 beziehen sich auf die Teilung der Trypanosomen. Im Zentralkern haben sich deutlich 8 Chromosomen ausgebildet, das Karyosom teilt sich durch eine Zentralspindel im Sinne von Gurwitsch hantelförmig und es kommt schließlich zur Ausbildung einer Spindelfigur (Fig. 42, 43, 44). [In der letzten Zeit wurde von Moore und Breinl die Existenz der 8 Chromosomen und der Zentralspindel geleugnet, die beiden Autoren arbeiteten im Gegensatz

zu Schaudinn mit einer neuen Methode. Da aber die Achtzahl der Chromosomen von mehreren Seiten bei verschiedenen Formen beobachtet worden ist, kann man doch allein ein so regelmäßiges Auftreten von „Kunstprodukten" nicht annehmen. Die Kontroverse bezüglich des Ausdrucks „Zentralspindel" beruht auf einem Mißverständnis. Schaudinn gebraucht das Wort „Zentralspindel" etwa im Sinne von Gurwitsch[1]), der betont, daß es weniger auf eine spindelförmige Konfiguration des Gebildes „als auf die Tatsache ankommt, daß in der voll ausgebildeten mitotischen Figur wohl nie Elemente vermißt werden, welche in der größten Achse der Figur, senkrecht zur zukünftigen Teilungsebene verlaufend, ununterbrochen durch die ganze Länge der ersten durchziehen" (Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena 1904). Schaudinn sprach in diesem Sinne auch von einer Zentralspindel der Euglena, der Diatomeen, der zylindrischen „Spindel" von Cycas usw. Prwk.]

[M. Mayer konnte inzwischen bei einem Halteridium des Waldkauzes, das sich durch konstante Doppelkernigkeit der jüngeren Stadien auszeichnete, mit Sicherheit die Zusammengehörigkeit der Kulturflagellaten mit den endoglobulären Halteridienstadien nachweisen. Die Kultur gelang ihm mit winzigen, mikroskopisch gut kontrollierbaren Mengen, nämlich unter dem Deckglas und mit einzelnen vorher untersuchten Ösen Blut. Es gelang ihm ferner, die Flagellaten-Entwicklung aus Halteridien in Culex annulatus, pipiens und Stegomyia calopus an einem großen Material zu beobachten, wobei die Umwandlung der Ookineten zum Teil den Abbildungen Schaudinns genau entsprach. M. Mayer.]

Der Randfaden der undulierenden Membran teilt sich selbst nicht, sondern von dem dem Blepharoplast anliegenden Centriol geht durch eine neue Teilung längs des alten Randfadens ein neuer Randfaden hervor (Fig. 44, 45). Neben den beweglichen Formen kommen noch abgerundete Halteridienformen ohne den Lokomotionsapparat, der jederzeit wieder gebildet werden kann, vor (Fig. 46, 47). Durch wiederholte Teilungen entstehen ganz kleine Trypanosomen; die beiden Formentypen dieser kleinsten Trypanosomen bringen die Fig. 48, 49 (gez. mit Kompens-Okular 12) zur Darstellung. Auch diese Formen können sich zurückbilden und selbst im rückgebildeten Zustande teilen (Fig. 50).

Andere Zeichnungen, die sich auf das Halteridium beziehen, fanden sich im Nachlaß von Schaudinn nicht vor, ausgenommen einer größeren Zahl von nicht ganz ausgeführten Skizzen, die für eine Veröffentlichung nicht geeignet sind. Sie sind in einem zarten Bleifederton ausgeführt, der stellenweise verwischt ist, jede Retouche würde aber die Verhältnisse in unnatürlicher Weise verzerren.

Geringer ist die Zahl der fertigen Zeichnungen, die die Entwicklung von Leucocytozoon ziemanni zum Gegenstand haben. Glücklicherweise sind hier die Verhältnisse weniger kompliziert und es bestehen geringere Zweifel darüber, daß diese Form frei bewegliche Trypanosomenstadien in ihrem Entwicklungskreis besitzt. Wir finden ja neben dem Zentralkern der Makrogameten noch den Blepharoplast (Fig. 51), und Andeutungen des Periplasts sowie der undulierenden Membran sind in stark gefärbten Präparaten nicht selten sichtbar.

Die frei bewegliche Form ist ziemlich plump und besitzt eine deutliche Myonemstreifung (Fig. 52, 53). Die Befruchtung ist im allgemeinen der des Halteridium gleich und unschwer zu beobachten. Die Ookineten sind sehr groß (Fig. 54), ihr Kern ist mit einem deutlichen Centriol-führenden Karyosom ausgestattet.

---

[1]) Das Buch von Gurwitsch erschien allerdings erst 1904. Schaudinn beschäftigte sich mit diesem Problem 1902—1903. Die Arbeiten reichen aber bis in die Jahre seines ersten Berliner Studienaufenthaltes zurück.

Fig. 55—58 beziehen sich auf die spirochaeteähnlichen Trypanosomen des Leucocytozoon. Sie haben alle einen Blepharoplast und einen zentralen Kern. In den Fig. 55—57 sind Teilungsstadien abgebildet, die interessanterweise alle eine Querteilung vortäuschen; doch stellen sie alle nur Längsteilungsstadien auf der letzten Stufe der Durchtrennung dar. Fig. 58 bringt ein Agglomerationsstadium zur Abbildung. [In den Malpighischen Gefäßen der Mücke fand ich auch einigemale die von Sergent und Jaffé beobachtete echte Spirochaeta, sie unterscheidet sich aber von der Leucocytozoenspirochaete insofern, als bei ihr kein Kern noch Blepharoplast nachweisbar ist — sie färbt sich etwa wie die Recurrensspirochaete. Prw.]

[Bei einem Leucocytozoon des Waldkauzes konnte M. Mayer gleichfalls die Bildung der von Schaudinn beschriebenen großen Ookineten in Stechmücken beobachten und später große ganz schmale Flagellaten, die sich spirochaetenartig fortbewegten. M. Mayer.]

[Sämtliche Figuren sind meines Wissens in Rovigno Herbst 1903 mit dem Abbéschen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches mit Homog. Immers. $^1/_{12}$ und Okular 12 mit Ausnahme der kleinen Spirochaeten (Ocular 18) gezeichnet worden. Am Rande der Zeichnungen war die Nummer der Okulare stets verzeichnet. Prw.]

Vorläufiger Bericht über das Vorkommen von Spirochaeten in syphilitischen Krankheitsprodukten und bei Papillomen.

Auf Veranlassung des Herrn Präsidenten des Kaiserlichen Gesundheitsamtes Dr. Köhler und unter Mitwirkung des Herrn Professor Dr. E. Lesser wurden von uns in Gemeinschaft mit den Herren Dr. Neufeld und Dr. Gonder Untersuchungen über das Vorkommen von Mikroorganismen in syphilitischen Krankheitsprodukten begonnen. Hierbei fand Schaudinn am lebenden Objekt sowie in gefärbten Präparaten Organismen, die zur Gattung Spirochaete gestellt werden müssen, einer Gattung, deren systematische Zugehörigkeit zum Stamm der Protozoen Schaudinn auf Grund seiner Untersuchungen an der Spirochaete ziemanni des Steinkauzes behauptet hat. Die Spirochaeten konnten bisher sowohl an der Oberfläche sezernierender syphilitischer Effloreszenzen als auch in der Tiefe des Gewebes und in den spezifisch erkrankten Leistendrüsen nachgewiesen werden.

Um die baldige Nachprüfung dieser Befunde zu ermöglichen, sollen sie schon jetzt unter Beifügung von zwei Mikrophotogrammen kurz mitgeteilt werden.

Neben Fällen von reiner Syphilis wurden auch solche untersucht, die durch andere Erkrankungen kompliziert waren, und schließlich auch bei nicht an Syphilis leidenden Patienten nach dem Vorkommen von ähnlichen Organismen in der Genitalgegend des Körpers gefahndet.

In den folgenden Zeilen sollen zunächst die angewandten Untersuchungsmethoden und die Eigenschaften der aufgefundenen Parasiten in Kürze geschildert, dann die wichtigsten der untersuchten Krankheitsfälle unter Zufügung der parasitologischen Befunde skizziert werden[1]).

Für das Auffinden der außerordentlich zarten, schwach lichtbrechenden, dabei aber sehr lebhaft beweglichen Spirochaeten in den syphilitischen Geweben eignet sich am besten das lebensfrische Material, das sofort nach der Entnahme vom Körper des Menschen im gewöhnlichen Deckglasausstrich-Präparat zur Untersuchung gelangt. Bei den Primäraffekten, breiten Papeln und Condylomen wurde sofort nach der Exzision etwas Gewebssaft möglichst aus der Mitte des Gewebes auf ein Deckglas getupft und eingedeckt, bei den Drüsen, die in toto exstirpiert waren, wurde ein Tropfen des Drüsensaftes aus der Mitte der schnell durchschnittenen Drüse entnommen.

Zum Nachweis der Spirochaeten im gefärbten Präparat fertigt man möglichst dünne Deckglasausstriche aus denselben Stellen der kranken Gewebe an und fixiert sie, nachdem sie lufttrocken geworden, ca. 10 Minuten in Alkohol absol. Bezüglich der Färbbarkeit verhielten sich die Spirochaeten in den einzelnen Krankheitsfällen verschieden. Bei vergleichendem Studium

[1]) Die parasitologischen Angaben dieser Arbeit stammen von Schaudinn, die klinischen und literarischen von Hoffmann. Herrn Dr. Gonder sind wir für die eifrige Mitarbeit bei der Herstellung, Färbung und Durchsicht der Präparate zu großem Dank verpflichtet.

konnte man zwei Formenreihen herausfinden; die eine war dadurch charakterisiert, daß die Spirochaeten im Leben etwas stärker lichtbrechend waren, sowie etwas derbere Gestalt und meist weite flache Windungen zu besitzen schienen und im Präparat mit den bekannten Färbemethoden für Spirochaeten (Gentianaviolett, Carbolfuchsin, Romanowsky-Färbung usw.) leicht dargestellt werden konnten. In der Liste der Fälle sind diese Formen als „dunkel färbbarer Typus" bezeichnet; sie wurden bei rein syphilitischen Produkten bisher nicht gefunden, aber stets bei spitzen Condylomen (5 Fälle) nachgewiesen. Die zweite Formengruppe umfaßt Spirochaeten, die im Leben äußerst zart und schwach lichtbrechend, aber meist mit steilen engen

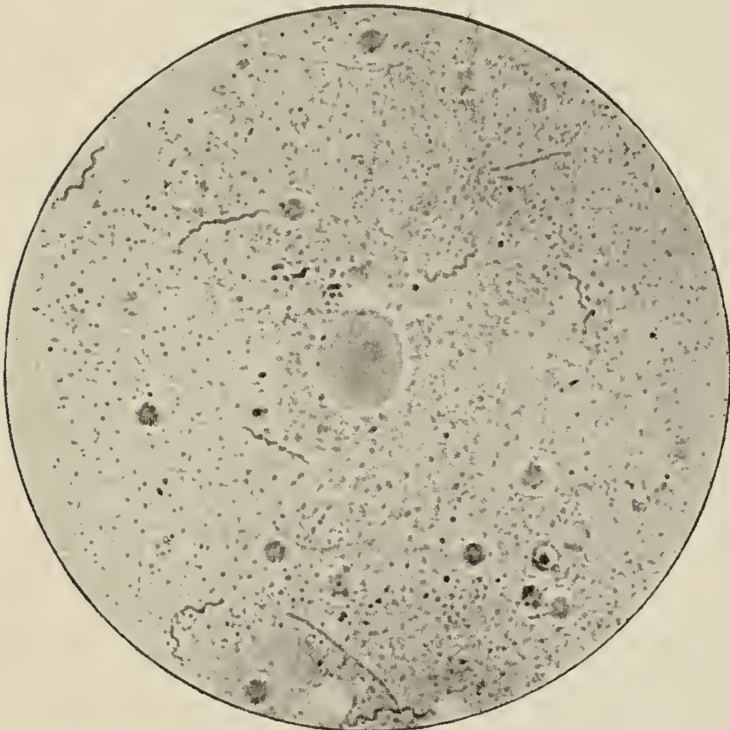


Fig. 1.

Photogramm eines Ausstriches einer breiten luetischen Papel (Giemsa-Färbung). Man bemerkt in der Mitte ein rotes Blutkörperchen und in dem körnigen Untergrund deutlich 7 Spirochaeten. Vergr. ca. 1200 (vgl. Fall 4 der Liste).

[Gonder präp., Schaudinn photogr.].

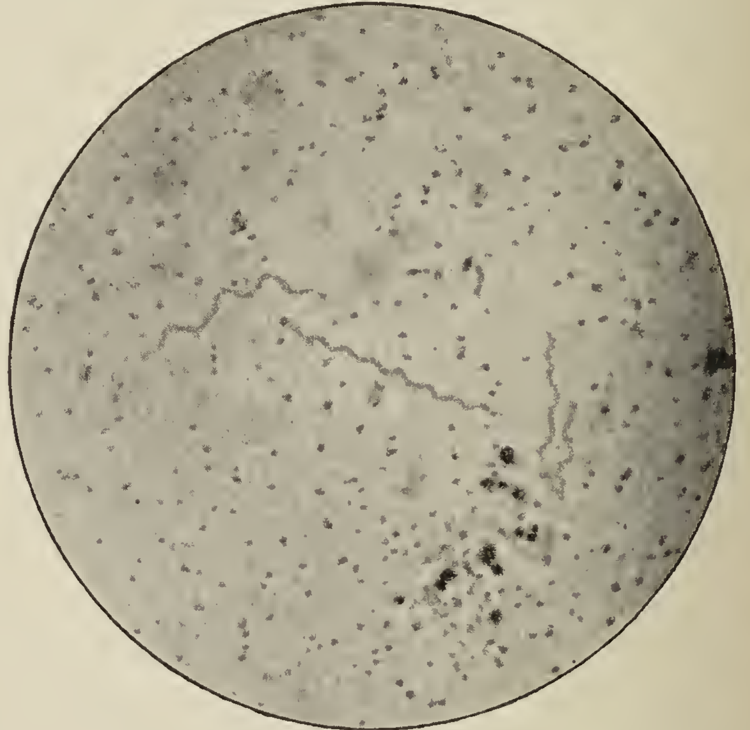


Fig. 2.

Photogramm eines Ausstriches aus einer syphilitischen Inguinaldrüse (Giemsa-Färbung). Man bemerkt 3 deutliche Spirochaeten. Vergr. ca. 2800 : 1 (vgl. Fall 5 der Liste).

[Hoffmann präp., Schaudinn photogr.].

Windungen versehen, durch die bekannten Färbungsmethoden überhaupt nicht gut darstellbar waren. Bisher gelang es nur durch folgende, sehr kräftige Modifikation der Giemsaschen Azur-Eosin-Färbung, die Parasiten im Präparat deutlich wahrnehmbar zu machen: Die gut fixierten Deckgläser kamen für 16—24 Stunden in eine stets frisch hergestellte Mischung von:

1. 12 Teilen Giemsas Eosin-Lösung (2,5 ccm $1^0/_0$ Eosin-Lösung auf 500 ccm Wasser),
2. 3 Teilen Azur I (Lösung 1:1000 Wasser),
3. 3 Teilen Azur II (Lösung 0,8:1000 Wasser).

Nach kurzem Abspülen in Wasser werden die Deckgläser getrocknet und in Cedernöl eingeschlossen. Derartige Präparate zeigen diese zweite Sorte von Spirochaeten zwar auch noch lange nicht so deulich wie die erste, aber doch so, daß sie photographisch dargestellt werden können (vgl. die beiden Textfiguren). In der Liste der Krankheitsfälle ist diese Form der Spirochaeten als „blasser Typus" bezeichnet, sie fand sich bei allen rein syphilitischen Produkten allein vor.

Andere sichere Unterschiede zwischen diesen beiden Formengruppen konnten bisher nicht aufgefunden werden. Erst das Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Parasiten kann lehren, ob es sich um zwei verschiedene Arten[1]) handelt. Die folgende Schilderung ist von den blassen Formen abstrahiert.

Die Länge der Spirochaeten schwankt zwischen 4 und 10 μ, der Durchschnitt hält sich bei etwa 7 μ, wie in Fig. 1 ein Vergleich der Spirochaeten mit dem in der Mitte gelegenen Blutkörperchen zeigt. Unsere Form dürfte demnach kleiner sein als die meisten Arten (Sp. obermeieri, anserina, ziemanni, buccalis). Die Breite schwankt von unmeßbarer Dünne bis etwa $^1/_2$ μ bei den stärksten Formen des dunkelfärbbaren Typus. Die Zahl der Windungen wechselt zwischen 3 und 12. Die Bewegungen im Leben sind die für die Gattung Spirochaete gegenüber Spirillum charakteristischen drei Arten: Rotation um die Längsachse, Vor- und Rückwärtsgleiten und Beugebewegungen des ganzen Körpers. Die Andeutung einer undulierenden Membran ist zuweilen wahrzunehmen, von Geißeln hingegen nichts. Die Pole enden spitz. Über den feineren Bau, speziell über den Kernapparat, sind die Untersuchungen wegen der Kleinheit der Gebilde sehr schwierig und noch nicht abgeschlossen.

Verdünnung des Gewebssaftes mit physiologischer Kochsalzlösung vertragen die Spirochaeten gut, sie waren in einem Falle noch nach 6 Stunden beweglich. Bei Zusatz von konzentriertem Glycerin verhalten sie sich verschieden; ein Teil wurde erst nach 5–10 Minuten unbeweglich, blieb dann starr in der gewundenen, korkzieherartigen Gestalt noch etwa 1—2 Stunden bestehen und verschwand dann. Andere Individuen büßten während der Beobachtung sofort ihre Windungen ein und streckten sich gerade aus, dann zog sich allmählich der Stab zu einem kurz spindelförmigen, an Malariasporozoiten erinnernden Gebilde zusammen; die Verkürzung schritt in einem sicher beobachteten Falle bis zur Erreichung einer kurz ovalen Gestalt fort. Derartige Formen wurden noch nach 24stündiger Glycerinbehandlung gefunden. Erwähnt sei auch, daß ähnliche Gebilde[2]) neben den typischen Spirochaeten auch in den gefärbten Ausstrichen gesehen wurden.

Die untersuchten Krankheitsfälle sind folgende:

A. Reine Fälle von Syphilis.

Fall 1: A. K., 25jähr. Mädchen, früher nie krank; seit 20. I. 1905 harter schmerzloser Knoten am linken großen Labium, seit ca. 22. II. Ausschlag und Kopfschmerz.

Befund am 3. III. 1905: Papulo-squamöses Syphilid, allgemeine indolente Drüsenschwellung, gut mandelgroßer Primäraffekt am linken großen Labium und mehrere an der Oberfläche nur wenig erodierte Papeln an den Genitalien

Es handelt sich demnach um eine etwa $2^1/_2$ Monate alte unkomplizierte Syphilis. Vor Beginn der merkuriellen Behandlung wurde am 3. III. 1905 eine linsengroße kaum erodierte Papel vom rechten großen Labium exzidiert. In den Ausstrichen von der Basalfläche und aus

[1]) Sollte sich die vermutete Artverschiedenheit der beiden Formen bestätigen, so schlage ich zur Einreihung in das zoologische System für die blasse Form den Namen Sp. pallida, für die dunkelfärbbare Sp. refringens vor. Schaudinn.

[2]) Ob es sich hier um etwaige Ruhezustände der Spirochaeten handelt (ähnliche Stadien kenne ich bei den Recurrens-Spirochaeten aus der Milz des Kranken und aus dem Darm der übertragenden Wanze) kann nur langdauerndes, vergleichendes Studium der Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Spirochaetearten entscheiden. Meine bisherigen, noch nicht veröffentlichten Untersuchungen über die Spirochaeten der Vögel und des Menschen haben mir aber gezeigt, daß ganz ähnliche Stadien ganz abweichende Entwicklungswege einschlagen können. Man darf also nie von einer Form auf andere schließen. Schaudinn.

der Mitte der Papel fanden sich ziemlich zahlreiche Spirochaeten des blassen Typus (etwa in jedem vierten Gesichtsfeld ein Individuum).

Fall 2: M. G., 58jähr. Witwe, früher nie krank; Zeit der Infektion wahrscheinlich Ende November 1904; seit Anfang Februar 1905 Ausschlag.

Befund am 14. III. 1905: Maculo-papulöses Syphilid, zahlreiche knopfförmig erhabene z. T. erodierte Papeln an den Genitalien, multiple indolente Drüsenschwellung.

Hier besteht ebenfalls eine unkomplizierte etwa $3^1/_2$ Monate alte Lues.

Am 14. III. wurden, vor Beginn der Behandlung, zwei nicht deutlich erodierte kaum linsengroße Papeln der großen Labien exzidiert. In den Ausstrichen der Papeln fanden sich spärlich die Spirochaeten des blassen Typus.

Fall 3: L., 25jähr. Mädchen, bisher nie krank; Infektion wahrscheinlich Ende November 1904; Mitte Dezember schmerzlose Leistendrüsenanschwellung, Anfang Februar 1905 Ausschlag und Halsschmerzen.

Befund am 15. III. 1905: Allgemeine indolente Drüsenschwellung, maculo-papulöses Syphilid, Papeln an Genitalien, Tonsillen und Mundschleimhaut.

Auch in diesem Falle liegt eine etwa $3^1/_2$ Monate alte unbehandelte und unkomplizierte Syphilis vor.

Zur Untersuchung wurde am 15. III. eine nicht erodierte knopfförmige gut linsengroße Papel vom großen Labium entfernt. In den Ausstrichen dieser Papel konnten zahlreiche blasse Spirochaeten nachgewiesen werden.

Fall 4: A. K., 22jähr. Mädchen, früher stets gesund; vermutlich Mitte November 1904 infiziert; Dezember harter Knoten an der linken Schamlippe; seit Mitte Januar 1905 Allgemeinerscheinungen.

Befund am 20. III. 1905: Universelle Scleradenitis; maculo-papulöses Exanthem, spezifische Angina, Alopecie; nässende Papeln an den Genitalien.

Hier handelt es sich also um eine unkomplizierte etwa 4 Monate alte Syphilis.

Zur Untersuchung wurde am 21. III. 1905 vor Beginn der Behandlung eine etwa linsengroße erodierte Papel vom großen Labium abgetragen. Im Ausstrich der Papel wurden außerordentlich zahlreiche blasse Spirochaeten (in jedem Gesichtsfeld mehrere) nachgewiesen. Das Photogramm 1 stammt von diesem Fall.

Fall 5: W. D., 27jähr. Mann, früher stets gesund, infizierte sich Ende Juli 1901; gegen Ende August an der Penishaut erbsengroßer, etwas nässender Knoten, bald auch schmerzlose Leistendrüsenschwellung.

Befund am 21. IX. 1901: Gut bohnengroßer typischer Primäraffekt der Penishaut, harter dorsaler Lymphstrang, indolente Leistendrüsenschwellung beiderseits.

Am 24. IX. wurde bei dem bisher nicht spezifisch behandelten Kranken der Primäraffekt und eine fast haselnußgroße Inguinaldrüse exstirpiert.

Hier liegt eine frische unkomplizierte, 7—8 Wochen alte Syphilis vor, bei der die Allgemeinerscheinungen noch nicht aufgetreten waren.

Dieser Fall ist für unsere Untersuchungen von besonderer Bedeutung geworden. Hoffmann hat 1901 Schnitte dieses Primäraffekts und der Drüse, aber auch zahlreiche feine Deckglasausstriche beider nach den verschiedensten Methoden gefärbt, ohne irgendwelche Mikroorganismen nachweisen zu können. Um für spätere Untersuchungen, speziell Nachprüfungen, einwandfreies Material zu besitzen, hob er neben den Paraffinblöcken eine große Anzahl der Deckglasausstriche auf, die er nun nach den ersten Spirochaetenbefunden Schaudinn zur Färbung übergab. Die Ausstriche waren so gewonnen, daß kleine Stückchen aus dem Innern der Drüse und der unteren Hälfte des Primäraffekts, die von der oberen erodierten sofort durch einen glatten Schnitt getrennt worden war, über Deckgläschen gestrichen wurden. Auf diese Weise wurde auch für den Primäraffekt vermieden, daß Keime von der sezernierenden Oberfläche in die Präparate gelangten. Sowohl in den Ausstrichen vom Primäraffekt als aus der Drüse

wurden zahlreiche blasse Spirochaeten gefunden. Photogramm 2 ist nach einem Drüsenausstrich dieses Falles hergestellt.

Fall 6: v. K., 21jähr. Mann, vor einem Jahr Gonorrhoe, sonst stets gesund. Infektion 25. II. 1905, Mitte März zwei wunde Stellen an der Vorhaut, allmählich schmerzlose Drüsenschwellung.

Befund am 3. IV. 1905: Linsengroßer Primäraffekt am Vorhautrand, erbsengroßer neben dem Frenulum und nicht indurierte Erosion an der Eichel; typische indolente Leistendrüsenschwellung.

Hier besteht eine erst $5\frac{1}{2}$ Wochen alte unkomplizierte sichere Syphilis.

Am 3. IV. wurden die beiden Primäraffekte exzidiert und der Versuch gemacht, durch Aspiration mit der Pravazspritze etwas Drüsensaft aus den geschwollenen Leistendrüsen zu gewinnen. In den Ausstrichen der Primäraffekte wurden spärliche Spirochaeten des blassen Typus aufgefunden. Der Drüsensaft war stark durch Blut verdünnt, bisher konnten in ihm Spirochaeten nicht nachgewiesen werden.

Fall 7: P. L., 23jähr. Mann, früher stets gesund. Infektion mit Syphilis wahrscheinlich Oktober 1904. Ende November erste Schmierkur (120 g Ung. ciner.); seit 20. III. 1905 Halsschmerzen.

Befund am 4. IV. 1905: Maculo-papulöses, z. T. annuläres Syphylid, Angina specifica, Plaques im Munde, erodierte nässende Papel am Anus.

Das Sekret der Analpapel dieses seit etwa 6 Monaten an Syphilis leidenden Mannes enthält im frischen Präparat spärliche Spirochaeten. Die gefärbten Ausstriche der Papel enthalten zahlreiche Spirochaeten des blassen Typus.

B. Mit anderen Erkrankungen komplizierte Fälle von Syphilis.

Fall 8: E. F., 24jähr. Mann, früher stets gesund. Infektion etwa am 15. II. 1905; 4—5 Wochen später hartes Geschwür im Sulcus. Bisher keine Behandlung.

Befund am 4. IV. 1905: Im Sulcus coronarius erbsengroßes flaches leicht blutendes Geschwür mit typisch induriertem Grund; Vorhaut nur schwer zurückziehbar, Balanitis; Leistendrüsen beiderseits gut bohnengroß, hart, mäßige allgemeine Drüsenschwellung.

Hier handelt es sich um eine 7 Wochen alte, mit Balanitis komplizierte Syphilis. Von dem Sekret des Primäraffekts wurden frische Präparate und Ausstriche angefertigt und äußerst zahlreiche Spirochaeten beider Typen (blasse und dunkel färbbare) festgestellt.

Fall 9: M. G., 20jähr. Mann, früher gesund; 10. III. 1905 mit 2 Ulcera mollia und Bubo dexter in die Charité aufgenommen. Zeit der Infektion nicht genau festzustellen. Die Ulcera heilen unter Jodoform, der Bubo wird nach der Langschen Methode behandelt. Am Grunde der Schankernarbe hat sich allmählich eine typische Induration mit zentraler Erosion am innern Vorhautblatt entwickelt; die Leistendrüsen links sind geschwollen, hart und indolent.

Es handelt sich um einen aus einem Ulcus molle hervorgegangenen syphilitischen Primäraffekt, welcher am 28. III. 1905 zur Untersuchung exzidiert wurde. Zu dieser Zeit war der weiche Schanker bereits geheilt, so daß der nun vorliegende Schanker als ein rein syphilitischer angesehen werden kann.

Die Induration wurde am 27. III. 1905 exzidiert. Das Gewebe enthielt sehr zahlreiche blasse Spirochaeten in allen Ausstrichen.

Fall 10: M. K., 20jähr. Mädchen, früher gesund; Infektion mit Lues wahrscheinlich April 1904; vom 20. VI. bis 18. VI. 1904 erste Kur (14 Injektionen zu 0,02 $HgCl_2$); seit Mitte Februar 1905 wieder krank.

Am 3. III. 1905 wurden neben Gonorrhoe, kleinen Papillomen und Mollusca contagiosa zahlreiche flache knopfförmig erhabene nässende Papeln an den Genitalien und der benachbarten Schenkelhaut und Angina syphilitica festgestellt.

Hier handelt es sich demnach um das erste Recidiv einer fast 1 Jahr alten Syphilis, welche durch eine schon länger bestehende Gonorrhoe, spitze Condylome und Mollusca contagiosa kompliziert ist.

Vor Beginn der zweiten Kur wurde am 3. III. 1905 eine gut linsengroße, etwas grau belegte Papel exzidiert. Die Ausstriche von der Basis der Papel enthielten eine große Menge verschiedener Mikroorganismen, besonders Bakterien, und nur ganz vereinzelte Spirochaeten des blassen und dunkel färbbaren Typus.

Fall 11: E. W., 20jähr. Mädchen, früher nie krank. Infektion vermutlich Oktober 1904; Ende Dezember nässende Papeln; bisher unbehandelt.

Befund am 30. III. 1905: Erhebliche indolente Drüsenschwellung, spezifische Angina, knopfförmige nässende Papeln an den Genitalien nebst zahlreichen Papillomen.

Hier handelt es sich um eine etwa 4 Monate alte Syphilis, die durch spitze Condylome kompliziert ist.

Am 30. III. wurden Ausstriche des Papelsekrets gemacht und eine bohnengroße harte Leistendrüse exstirpiert. In dem Papelsekret wurden sehr zahlreiche Spirochaeten des dunkel färbbaren Typus und spärliche der blassen Form gefunden. Die Ausstriche aus der Leistendrüse enthielten nur ganz vereinzelte Spirochaeten des blassen Typus, keine der leicht färbbaren Sorte.

Fall 12: P. K., 23jähr. Mädchen, früher nie krank. Infektion nicht genau bestimmbar. Ende 1904 Kopfschmerz, Anfang Januar 1905 Ausschlag; am 28. II. Aufnahme in die Charité, wo Exanthem und Genitalpapeln neben Scleradenitis festgestellt wurden.

Keine Gonorrhoe, keine Papillome. Nach Sublimat-Injektionskur gehen alle syphilitischen Erscheinungen zurück.

Am 3. IV. 1905 werden Abstrichpräparate des Scheidensekrets entnommen.

Hier handelt es sich also um die Untersuchung des Scheidensekrets einer zurzeit von manifesten Erscheinungen freien Kranken. Es konnten in den Ausstrichen keine Spirochaeten nachgewiesen werden.

C. Nichtsyphilitische Erkrankungen.

Fall 13: M., 30jähr. Mädchen, soll nie an Syphilis gelitten haben; seit Dezember 1904 Ausfluß, seit Februar 1905 Warzen an den Schamlippen.

Befund am 3. III. 1905: Urethrale Gonorrhoe, Cervixkatarrh, zahlreiche ziemlich große Papillome. Leistendrüsen beiderseits erbsen- bis bohnengroß, nicht besonders hart; keine Zeichen von Lues, auch anamnestisch nichts Verdächtiges.

Hier handelt es sich um Gonorrhoe und spitze Condylome, welche auch Ursache der Leistendrüsenschwellung sein können.

Am 3. III. 1905 Abtragung einiger Papillome zur Untersuchung. An den Ausstrichen der Condylome wurden äußerst zahlreiche Spirochaeten der dunkel färbbaren Form nachgewiesen.

Schließlich haben wir noch eine Anzahl weiterer Untersuchungen vorgenommen, über welche ohne Skizzierung der Krankengeschichte ganz kurz berichtet werden soll. In einem reinen Falle von Ulcus molle wurden in dem Sekret keine Spirochaeten gefunden. In vier reinen Fällen von Gonorrhoe wurde das Scheidensekret untersucht, aber keine Spirochaeten gefunden. Ebenso fehlten sie in 3 Fällen, in denen bei der Entlassung geheilter syphilitischer Personen aus der Klinik Ausstriche von der Schleimhaut der Genitalien gemacht wurden. Im Smegma und Scheidensekret von 6 gesunden Personen wurden auch keine Spirochaeten gefunden. Die Kontrolluntersuchungen sollen aber noch weiter ausgedehnt werden. In einer folgenden Mitteilung wird genauer über diese Untersuchungen berichtet werden.

Es entsteht nun die Frage, ob schon früher ähnliche Parasiten an den Genitalien beschrieben worden sind. Zu Beginn unserer Untersuchungen war uns nichts über das Vorkommen von Spirochaeten bei Genitalaffektionen bekannt; später fand Hoffmann, daß bereits im Jahre

1891 von Berdal und Bataille[1]) bei Balanoposthitis circinata „Spirillen"[2]) konstant nachgewiesen und auch von Csillag[3]) in 7 Fällen dieser Erkrankung regelmäßig gefunden worden sind. Die genannte wohl nicht häufige Balanoposthitis ist nach den Erfahrungen dieser Autoren kontagiös und kann künstlich überimpft werden; besonders mag hervorgehoben werden, daß Berdal und Bataille ihre Überimpfungen nur an syphilitischen Kranken gemacht haben, und daß diese Balanitis mitunter von Lymphangitis und indolenter Leistendrüsenschwellung begleitet werden kann. Die beiden französischen Autoren geben ferner an, daß bei anderen Genitalerkrankungen Spirillen fehlen oder nur in sehr geringer Zahl und zarterer Form sich finden, bei Balanoposthitis circinata indessen stets sehr reichlich vorhanden sind und auch in Schnittpräparaten zwischen den Epithelzellen sich nachweisen lassen. Csillag, der die Länge der Spirillen zwischen 10 und 20 μ, ihre Breite zwischen $^1/_4$ bis $^1/_2$ μ schwankend fand und sie mit $5^0/_0$ Carbolfuchsin gut zu färben vermochte, wies sie nicht nur bei 7 Männern mit Balanoposthitis, sondern auch bei einigen Weibern mit Ausfluß und Erosionen an der Clitoris nach, vermißte sie aber stets im normalen Smegma.

Eingehendere Untersuchungen über das Vorkommen von „Spirillen" bei Genitalläsionen hat Rona[4]) angestellt. Außer beim Hospitalbrand und ähnlichen nekrotisierenden Prozessen fand er sie mitunter im Smegma Gesunder, häufig im Sekret von Primäraffekten (in 10 von 20 Fällen), selten in demjenigen nässender Papeln (nur 2 mal in 11 Fällen), fast stets bei Balanitis simplex und circinata, nie bei unkomplizierten Ulcera mollia; Gewebsausstriche exzidierter syphilitischer Effloreszenzen hat er nicht gemacht; erwähnenswert ist, daß er bei syphilitischen Produkten der Mundschleimhaut Spirillen fast stets vermißte, und daß die von ihm abgebildeten Parasiten, deren systematische Stellung nicht besprochen wird, beträchtlich größer erscheinen als die von uns beobachteten.

Ob diese „Spirillen" der genannten Autoren mit den von uns bei Syphilis und spitzen Condylomen beschriebenen Spirochaeten etwas zu tun haben, müssen weitere Untersuchungen lehren. Einstweilen können wir nur die Tatsache feststellen, daß nicht nur an der Oberfläche syphilitischer Papeln und Primäraffekte, sondern auch in der Tiefe des Gewebes und in indolenten geschwollenen Leistendrüsen bei klinisch unverkennbarer Syphilis echte Spirochaeten in frischen und nach der oben genannten Methode gefärbten Präparaten nachweisbar gewesen sind. Ob zwischen den bei spitzen Condylomen gefundenen und den bei Syphilis vorhandenen Parasiten sichere Unterscheidungsmerkmale sich herausfinden lassen werden, muß erst die weitere Forschung lehren.

Berlin, den 10. April 1905.

---

[1]) Berdal und Bataille, La balano-posthite érosive circinée. La Médicine moderne, 1891, p. 340 etc. Ref. Annales de Dermat. et de Syphiligr., 1891, p. 981—984.

[2]) Aus den uns gegenwärtig nur zur Verfügung stehenden Referaten geht nicht mit Sicherheit hervor, ob es sich um Spirillen oder Spirochaeten handelt. Nach Csillags (s. u.) Größenangaben ist letzteres wahrscheinlicher.

[3]) Csillag, Spirillen bei Balanoposthitis. Archiv f. Dermatol. u. Syphilis, Bd. 46 (1898), S. 150.

[4]) S. Rona, Der gangränöse, phagedänische, diphteritische Schanker der Autoren. Archiv für Dermatologie und Syphilis, Bd. 67 (1903), S. 259 und Fortsetzungen unter anderem Titel in Bd. 71 (1904), S. 191 u. Bd. 74 (1905), Heft 2 u. 3. Rona gebraucht die Bezeichnung „Spirillen" und „Spirochaeten" abwechselnd; er erwähnt ferner, daß Menge-Krönig (1897) im normalen Scheidensekret Spirillen gefunden haben.

Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen.

Hierzu Tafel XXX.

M. H.! Unsere Kenntnisse über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung der Protozoen sind zurzeit noch so lückenhaft und widersprechend, daß es gar nicht möglich ist, ein zusammenhängendes Bild davon zu geben oder gar ein theoretisches Lehrgebäude aufzubauen. Die Protozoenforschung ist nicht nur einer der jüngsten Zweige der allgemeinen Biologie, sondern befindet sich zurzeit auch gerade in dem chaotischen Zustande der Sturm- und Drangperiode. Wir suchen erst nach Problemen; finden wohl auch viele Tatsachen, die Altes einreißen aber noch nicht ermöglichen, Neues aufzubauen; so ist es für den Berichterstatter eine undankbare Aufgabe, aus dem Wirrwarr der Einzelbeobachtungen irgendein Problem herauszulösen. Bei dem heutigen Stande unseres Wissens muß er noch zu viel Hypothetisches hinzufügen, um überhaupt einen zusammenhängenden Gedankengang vorzubringen. Das Aphoristische des Stoffes muß daher oft das Fehlen des sogenannten roten Fadens bei seinen Ausführungen entschuldigen. Aber nicht einmal neue Ideen kann ich Ihnen heute bieten, wie es vielleicht im vorigen Jahr möglich gewesen wäre, wenn mich nicht Krankheit daran gehindert hätte, Ihnen, wie es beabsichtigt war, Bericht zu erstatten. Das, was ich damals auszuführen mir vorgenommen hatte, ist zum größten Teil inzwischen bereits von anderer Seite in zusammenfassenden Darstellungen verarbeitet worden. Goldschmidt[1]) und Mesnil[2]) haben das von mir[3]) aufgestellte Problem des Kerndualismus der Protozoenzelle, das einzig Wichtige, was ich Ihnen vorführen konnte, bereits ausführlich diskutiert und im wesentlichen in demselben Sinne behandelt, wie ich es mir vorgestellt hatte. Nur in wenigen Punkten sehe ich mich genötigt, abweichende Schlüsse zu ziehen. Sie müssen also verzeihen, wenn ich den meisten von Ihnen nichts Neues mehr sagen kann. Ich will mich auch um so kürzer fassen.

Ich beabsichtige nicht, Sie mit einer ausführlichen historischen Übersicht der zahlreichen Einzelforschungen über die Geschlechtsverhältnisse der Protozoen zu langweilen, nur eine kurze Betonung der wichtigsten Etappen während des letzten Decenniums sei mir gestattet.

---

[1]) Vgl. Goldschmidt, R., Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 5, 1904, S. 126—144. Derselbe, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21, 1904, S. 1—100, Taf. 1—6.

[2]) Vgl. Mesnil, F., Chromidies et Questions connexes. Bullet. de l'Institut Pasteur, vol. 3, No. 8, 1905, p. 1—10.

[3]) Vgl. Schaudinn, F., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 19, 1903, S. 547—576.

Es sind jetzt 13 Jahre verflossen, seit Richard Hertwig[1]), einer der Mitbegründer der Protistenkunde, in dieser Gesellschaft über die Befruchtung bei Protozoen berichtete. Das damals noch nicht lange bekannte Problem der Infusorien-Konjugation, dessen Lösung sich an die Namen Bütschli, Maupas und R. Hertwig knüpft, stellte die Säule dar, um die sich die Ausführungen des Redners rankten. In den übrigen Protozoengruppen war so gut wie nichts über Geschlechtsvorgänge bekannt. Ishikawas[2]) kurze Notiz über die Konjugation bei Noctiluca ließ sich unschwer dem Schema der Infusorien-Konjugation unterordnen. Die damals eben aufgetauchte Entdeckung Wolters[3]), daß bei der Gregarine Monocystis echte Kopulation, d. h. Plasmo- und Karyogamie vorkomme, ja daß diesem Geschlechtsakt sogar Reifungsteilungen der Kerne vorausgingen, die im wesentlichen mit der Richtungskörperbildung der Metazoen-Gameten übereinstimmten, hätte eine neue wichtige Etappe der Protozoenforschung begonnen, wenn sie richtig gewesen wäre. Heute wissen wir durch die Arbeiten von Siedlecki, Cuenot, Prowazek, Léger und anderen, über Gregarinen-Befruchtung, daß damals eine irrtümliche Deutung unvollkommener Beobachtungen vorlag.

Das, was Wolters für Monocystis behauptet hatte, wurde erst im Jahre 1896[4]) bei Actinophrys sol nachgewiesen. Hier wurde also Reduktionskörperbildung und Karyogamie in ähnlicher Weise wie bei den Metazoen bei einem Protozoon gefunden.

Das Jahr 1897 brachte dann einen zweiten wichtigen Fortschritt für die Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei den Protozoen, indem von Schaudinn und Siedlecki[5]) bei den Coccidien echte Oogamie (Lühe)[6]) nachgewiesen wurde, eine Art des Geschlechtsaktes, die vollkommen mit der Eibefruchtung der Metazoen vergleichbar war. Für die Gruppe der Telosporidien, insbesondere die Coccidien und Haemosporidien wurden seither zahlreiche Modifikationen dieser Form der Anisogamie von verschiedenen Autoren[7]) nachgewiesen.

Die Jahre 1898 und 1899 waren besonders reich an wichtigen Errungenschaften auf unserem Gebiet. Man kann sagen, daß jetzt die eigentliche entwicklungsgeschichtliche Ära der Protozoenforschung beginnt.

Zunächst ist als besonders wichtig die monographische Bearbeitung der Actinosphaerium-Befruchtung durch Richard Hertwig[8]) hervorzuheben. Das von mir bei Actinophrys Beobachtete wurde nicht nur bestätigt, sondern fast erschöpfend erweitert und bis in alle Einzelheiten ausgearbeitet. Zum erstenmal wurde aber hier, was mir besonders wichtig erscheint, ein sicherer Beweis erbracht für das Vorkommen der Autogamie oder Selbstbefruchtung, d. h. der Wieder-

[1]) Hertwig, R., Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. D. Zool. Ges., II, 1892, S. 95—113.

[2]) Ishikawa, C., Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. Zool. Anz., Bd. 14, 1891.

[3]) Wolters, M., Die Konjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37, 1891.

[4]) Vgl. Schaudinn, F., Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg. Sitzber. Akad. Berlin. 1896.

[5]) Vgl. Schaudinn, F. u. Siedlecki, M., Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. D. Zool. Ges. 1897.

[6]) Vgl. Lühe, M., Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schriften d. Physikal.-ökonom. Ges. zu Königsberg i. Pr., Jahrg. 43, 1902. Die in diesem Vortrag von Lühe vorgeschlagenen Bezeichnungen sind hier angewandt.

[7]) Bezüglich der bereits recht umfangreichen Literatur über die Sporozoen sei außer auf die bekannten Lehrbücher von Lang, Doflein und anderen, besonders auf die Bearbeitung der Sporozoen durch E. A. Minchin in Ray Lankesters Treatise on Zoology (London 1903) hingewiesen. Die neueste Literatur findet man in meinen periodischen Literaturlisten im Archiv f. Protistenkunde.

[8]) Hertwig, R., Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 19, 1898.

verschmelzung zweier eben durch Teilung entstandener Schwesterzellen, die nur durch die Bildung der beiden Reduktionskörper unterbrochen wurde. Diese Form der Kern-Plasma-Regulation hat sich seither in verschiedenen Variationen auch bei anderen Protozoengruppen verwirklicht erwiesen.

Handelte es sich bei Actinophrys und Actinosphaerium um die beiden Typen der Isomakrogamie (Lühe l. c.), d. h. der Verschmelzung von gleichartigen ausgewachsenen Individuen, so brachte in demselben Jahre das Studium der Entwicklungsgeschichte des marinen Rhizopoden Trichosphaerium[1]) ein Beispiel für die Isomikrogamie, d. h. die Kopulation von gleichartigen kleinen, durch Brutbildung der ausgebildeten Geschlechtstiere entstandenen Gameten, ein Vorgang, der noch in demselben Jahre auch für die Gregarine Monocystis ascidiae in entsprechender Weise von Siedlecki[2]) festgestellt wurde und somit die alten Angaben von Wolters widerlegte. Eine ähnliche Art der Befruchtung brachte dann das Studium des Entwicklungszyklus der Foraminifere Polystomella zur Kenntnis, das schon 1895[3]) von mir begonnen war, aber erst 1903[4]) mit diesem Resultat geschlossen wurde.

Von R. Hertwig[5]) war im Jahre 1902 auf Grund physiologischer Überlegungen und Experimente das Problem der Chromidien, jener diffus im Plasma verteilten Kernsubstanzen, die bei manchen Protozoen bekannt geworden waren, in Angriff genommen worden. Dasselbe erhielt durch meine Rhizopodenstudien des Jahres 1903[4]) eine neue Beleuchtung vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte. Die Mikroanisogamie von Centropyxis und die Autogamie der Entamoeba coli zeitigten in Verbindung mit dem Chromidienproblem die Idee des Kerndualismus bei diesen und anderen Formen und demonstrierten die Möglichkeit eines Überganges von den bisher isoliert im Reich der Protozoen dastehenden Kern- und Befruchtungsverhältnissen der Infusorien zu denen der übrigen Protozoen. Unabhängig und selbständig ergab 1904 ganz ähnliche Vorstellungen die Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte der Gregarine Stylorhynchus durch L. Léger[6]), die in schönster Weise den Dualismus des Gregarinenkernes demonstrierte und in allen Einzelheiten die Kernverhältnisse in einem Falle von Anisomikrogamie darlegte. Diese Studien bieten ferner viele Berührungspunkte mit den gleichzeitig durchgeführten Forschungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Flagellaten von Prowazek[7]) und mir[8]) die mit der Fülle ihrer Komplikationen und Einzelheiten noch das Material für jahrelange Studien bilden dürften. Das Wenige, was wir bisher in dieser Gruppe kennen gelernt haben, macht aber auch wiederum eine Revision unseres scheinbar gesicherten alten Besitzstandes der Forschung über den Geschlechtsakt bei Protozoen notwendig. Ich fürchte, daß vieles, was uns

---

[1]) Vgl. Schaudinn, F., Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn. Anh. z. d. Abh. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1899.

[2]) Siedlecki, M., Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae R. Lank. Bull. Acad. Cracovie, 1899.

[3]) Schaudinn, F., Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895.

[4]) Schaudinn, F., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 19, 1903.

[5]) Hertwig, R., Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk., Bd. 1, 1902.

[6]) Léger, L., La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk., vol. 3, 1904.

[7]) Vgl. Prowazek, S., Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 2, 1903. — Derselbe, Die Enwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 20, 1904. — Derselbe, Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, ibid. Bd. 21, 1904.

[8]) Schaudinn, F., Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 20, 1904.

bei der ersten Erforschung sicher und einfach erschienen war, nur die einfache Hülle oder das grobe Schema darstellte. Nachdem bei der Klasse der Flagellaten, die nach allgemeiner Ansicht als eine der niedersten Protozoengruppen gilt, allein beim Studium des Befruchtungsproblems die feineren Bauverhältnisse der Zelle sich fast ebenso hoch differenziert und kompliziert erwiesen haben, wie bei den höchsten Organismen, dürfte die Auffindung jenes einfachen Plasmatröpfchens, von dem die tierische Zelle ihren Ausgang genommen haben soll, im heutigen Reich der Protisten auf einige Schwierigkeiten stoßen.

Resümierend kann man sagen, daß alle die Formen des Geschlechtsaktes, die man bei den übrigen Lebewesen, Tieren sowohl als Pflanzen kennt, auch bereits im Reich der Protozoen verwirklicht sind, von den einfachen Vorläufern der Befruchtung der Plasmogamie zur vollendetsten Karyogamie; von der Isogamie, d. h. der Gleichartigkeit der Gameten, bis zur vollendeten Differenzierung der Geschlechter; von der einfachen Kernregulation durch Autosynthesis (Prowazek) bis zur komplizierten Doppelbefruchtung der Zwitter. Wir kennen auch alle Modifikationen der Rückbildung der Befruchtung, wie die Autogamie, die Parthenogenese und die Etheogenese[1]).

Bevor ich aus den neueren Einzelbeobachtungen über die Protozoenbefruchtung, das, was mir wesentlich und wichtig erscheint, herausschäle und als Schema demonstriere, muß ich noch einige Worte über die Konfiguration des Protozoenzellkerns, der ja nach allgemeiner Ansicht bei der Befruchtung die Hauptrolle spielt, vorausschicken.

Wir kennen für den Kern der Zelle nur morphologische Kriterien. Die sogenannten Kernsubstanzen, das Chromatin, in dem man den Träger der Vererbungstendenzen sieht und das

---

[1]) Beispiele für die hier aufgezählten Arten des Geschlechtsaktes finden sich in der zusammenfassenden Übersicht von W. Stempell, Vegetatives Leben und Geschlechtsakt. Mitt. d. naturw. Ver. f. Neuvorpommern und Rügen, Jahrg. 36, 1905. Folgende Beispiele mit Literaturangabe seien hiernach angeführt:

I. Plasmogamie. Beispiele: Discorbina, Patellina vgl. Schaudinn, F., Über Plastogamie bei Foraminiferen. Sitzber. Ges. naturf. Fr., Berlin 1896; ferner Rhumbler, L., Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biolog. Centralbl., Bd. 18, 1898.

II. Kopulation (vollkommene Plasmo-Karyogamie).
- A. Isogamie.
  - a) Isomakrogamie. Beispiel: Actinophrys, vgl. Schaudinn, l. c. S. 595, 7.
  - b) Isomakrogamie. Beispiel: Polystomella, vgl. Schaudinn, l. c. S. 596, 3-4.
  - c) Autogamie. Beispiel: Actinosphaerium, vgl. R. Hertwig, l. c. S. 595, 8.
- B. Anisogamie.
  - a) Anisomakrogamie. Beispiel: Centropyxis, vgl. Schaudinn, l. c. S. 596, 4.
  - b) Anisomikrogamie. Beispiel: Stylorhynchus, vgl. Léger, l. c. S. 596, 6.
  - c) Oogamie. Beispiel: div. Coccidien, vgl. Schaudinn, F., Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 13, 1900.

III. Konjugation (unvollkommene Plasmo- und vollkommene Karyogamie).
- A. Vorübergehende Isoplasmogamie + vollkommener Isokaryogamie. Beispiel: Paramaecium, vgl. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. Zool. expérim. (2), vol. 7, 1899.
- B. Anisoplasmogamie + Isokaryogamie. Beispiel: Vorticella, vgl. Maupas, l. c.

Einen Übergang zwischen II. A. c. u. III. A. stellt die Autogamie von Entamoeba coli nach Schaudinn (l. c. S. 596, 4) dar.

IV. Parthenogenese. Beispiel: Trypanosoma noctuae, Plasmodium usw., vgl. Schaudinn, l. c. S. 20, 19.

V. Etheogenese. Beipiel: Herpetomonas, vgl. Prowazek, l. c. S. 596, 7.

VI. Autosynthesis des Kerns. Beispiel: Trypanosoma lewisi, vgl. Prowazek, S., Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 22, 1905.

Plastin, welches die wechselnde Konfiguration des Chromatins gewissermaßen als formbestimmender Kitt aktivieren soll, sind bei den Metazoenzellen und vielen Protozoenzellen vom Plasma gesondert, in typischer Form abgegrenzt und mit anderen, weniger wichtigen Materialien, wie Kernsaft, Linin usw. zu einem einheitlichen, wohl differenzierten Gebilde, dem Nucleus vereinigt. Man ist gewöhnt, den Kern in einem gewissen Gegensatz zum Protoplasma zu betrachten. Chemische und physikalische sichere Erkennungsmerkmale des Chromatins und Plastins gibt es leider nicht. Auf wie schwachen Füßen unsere sogenannten Kernfärbereaktionen stehen, hat Alfred Fischer in exakter Weise dargetan. Es bleibt also nur der morphologische Bau als Erkennungsmerkmal übrig. Die Arten der Kernvermehrung sind, wie ja bekannt, bei den Metazoen ebenfalls in ganz bestimmten festen Formen fixiert. Man kommt hiernach bei den höheren Zellen kaum jemals in ernste Schwierigkeiten bei der Frage, welches Gebilde man in der Zelle als den Zellkern ansehen soll. Anders ist es bei manchen Protozoen. Die Kernvermehrung ist hier noch nicht so fixiert, sie tritt in mannigfaltigen Formen auf; im Verlaufe mancher dieser Vermehrungsarten kann es schwierig sein, den Kern auf Grund morphologischer Kriterien zu erkennen. Ich meine hiermit besonders die zahlreichen Modifikationen der sogenannten multiplen Kernvermehrung, wie sie zuerst bei den Radiolarien, dann bei den Foraminiferen und zahlreichen anderen Protozoen von verschiedenen Forschern[1]) nachgewiesen wurden. Hierbei finden wir Zustände, wo überhaupt kein einheitlicher Zellkern zu erkennen ist, er hat sich aufgelöst und seinen Inhalt diffus im Plasma zerstreut.

Wenn man diesen Vorgang der Auflösung und dann sein Gegenstück, die Zusammengruppierung der verteilten Kernbestandteile zu neuen differenzierten Kernen nicht verfolgen kann, wird man den Zustand der Zelle in der Zwischenzeit als kernlos bezeichnen müssen. Denn es ist nach dem Stande unserer Kenntnisse nicht angängig, nur auf Grund sogenannter färberischer Reaktionen chromatinähnlich sich färbende Gebilde im Plasma ohne weiteres als Kernsubstanzen anzusprechen. Die Färbung kann nur, kombiniert mit der Beobachtung des lebenden Objekts als leitendes Hilfsmittel dienen für die Verfolgung der Entwicklung derartiger diffuser Kernsubstanzen. Haben wir für den Zellkern nur morphologische Kriterien, so bleiben für die in der Zelle verteilten Kernsubstanzen nur entwicklungsgeschichtliche entscheidend, d. h. man kann als Kernsubstanzen nur solche Gebilde im Plasma ansprechen, deren Entstehung aus morphologisch differenzierten Zellkernen oder deren Umbildung zu solchen festgestellt ist.

Derartige echte, in mehr oder weniger regelloser Form im Protoplasma verteilte Kernsubstanzen nennt man nach dem Vorgange R. Hertwigs[2]) Chromidien. Wie bereits erwähnt, finden Sie in den neuesten Arbeiten Goldschmidts[3]) und in einem Referat von Mesnil[4]) eine ausführliche Diskussion über die Bedeutung dieser Gebilde, von der ich hier nur das Wichtigste Ihnen andeuten kann.

R. Hertwig beobachtete bei Actinosphaerium unter gewissen Lebensbedingungen den Austritt von Chromatin und Plastin aus den Kernen in das Protoplasma. Die anfangs vermutete Bedeutung dieser diffusen Kernmassen für eine Reorganisation des Kernapparates bestätigte sich nicht, sie haben auch nichts mit der sog. multiplen Kernvermehrung zu tun, sondern

[1]) Eine Übersicht der Literatur über die multiple Kernvermehrung findet sich bei Caullery, M. et Mesnil, F., Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. Arch. d'anat. microsc., vol. 3, Fasc. II—III, 1900.

[2]) l. c. S. 596, 5.

[3]) l. c. S. 594, 1.

[4]) l. c. S. 594, 2.

gehen wahrscheinlich als überschüssiges oder abgenutztes Material im Protoplasma zugrunde. Durch seine experimentellen Forschungen kam R. Hertwig[1]) zu der Vorstellung, daß diese Chromidien dazu dienen, das konstante Verhältnis von Kern- und Zellgröße, das nach seiner Ansicht für das normale Bestehen der Lebensfunktionen der Zelle notwendig ist, aber im Laufe des vegetativen Lebens und bei den Teilungen zuungunsten des Protoplasmas verschoben wird, zu regulieren. Hertwig gelang es z. B. bei Actinosphaerium durch Überernährung alle Kerne experimentell in Chromidien zu verwandeln und auf diesem Wege das ganze Plasma mit ungeheuren Quantitäten von Kernsubstanzen so zu bereichern und zu belasten, daß aus diesem Zustande der Organismus sich nicht wieder reorganisieren konnte, sondern zugrunde ging. Die von Hertwig bei Actinosphaerium beobachteten Chromidien spielen hiernach jedenfalls keine wichtige Rolle bei der Reproduktion, sondern sie sind wahrscheinlich nur ein reorganisatorisches Hilfsmittel im vegetativen Leben der Zelle. Ähnliche „vegetative“ Chromidien scheinen bei den Gregarinen[2]) weit verbreitet zu sein, obwohl es mir hier noch nicht sicher erwiesen erscheint, ob diese im Plasma während des vegetativen Lebens verteilten Kernsubstanzmassen nicht doch auch, zum Teil, später bei den reproduktiven Vorgängen mit eine Rolle spielen. Goldschmidt[3]) fand ähnliche Bildungen bei Pelomyxa und sieht die bekannten Glanzkörper dieser Rhizopoden als das Endprodukt der Degeneration vegetativer Chromidien, bei denen das Plastin überwiegt und hypertrophisch wird, an.

Manche Protozoenkerne, z. B. die Makronuclei mancher Infusorien degenerieren in der Form, daß sie sich in vegetative Chromidien auflösen. Goldschmidt hat ferner in seiner neuesten Arbeit[4]) viele bisher gar nicht oder in anderem Sinne gedeutete chromatinähnlich sich färbende Differenzierungen der Metazoenzellen ebenfalls für vegetative Chromidien erklärt; ob in allen Fällen mit Recht, kann erst die weitere Diskussion dieses Problems lehren. Mesnil schlägt für diese Art der diffusen, dem Untergang geweihten, vegetativen Kernsubstanzen den Namen Trophochromidien vor. Sie dürften auch in der pathologischen Cytologie bei der Deutung gewisser Zellveränderungen noch eine bedeutende Rolle in der Zukunft spielen. Ich erinnere hier an die von Prowazek[5]) bei der Diskussion der Bedeutung der Guarnierischen Körperchen in der vaccinierten Kaninchencornea jüngst ausgesprochene Idee, daß die Chromidien eine Beziehung zur lokalen Immunisierung der Gewebe haben könnten.

Außer diesen vegetativen Chromidien kennt man nach den neueren Untersuchungen bei verschiedenen Protozoen im Plasma verteilte Kernsubstanzen, die bei gleicher Konfiguration wie die ersteren eine andere Entwicklung nehmen. Bei der Mikrogametenbildung mancher Coccidien[6]) löst sich der periphere Teil des Kerns zu einem echten Chromidium auf; die diffusen, sich vermehrenden Kernmassen rücken an die Oberfläche der Zelle und ordnen sich hier allmählich zu den morphologisch differenzierten Kernen der Mikrogameten an, während der als sog. Karyosom ausgebildete zentrale Teil des Kerns des Mikrogametocyten zugrunde geht. Hier spielen demnach die Chromidien eine wichtige Rolle bei der Reproduktion, sie stellen die diffus

[1]) Hertwig, R., Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. E. Haeckel, Jena 1904. Hier findet sich auch weitere Literatur über diese physiologischen Untersuchungen.

[2]) Vgl. Léger, L., l. c. S. 596, 6; ferner Drzewecki, W., Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. Arch. f. Protistenk., Bd. 3, 1904.

[3]) l. c. S. 594, 1.

[4]) l. c. S. 594, 1.

[5]) Prowazek, S., Untersuchungen zur Ätiologie der Vaccine. Deutsche med. Wochenschr., 1905.

[6]) Vgl. Schaudinn, l. c. S. 597 B c.

verteilte Geschlechtskernsubstanz dar, während die vegetative Kernmasse zugrunde geht. Das Karyosom könnte in diesem Falle mit dem Makronucleus der Infusorien, das Chromidium mit dem Mikronucleus verglichen werden. Ähnliche Verhältnisse scheinen nach R. Hertwig[1]) und Brandt[2]) bei der multiplen Kernvermehrung der Thalassicollen zur Schwärmerbildung, die ja höchstwahrscheinlich Gameten sind, vorzuliegen. In diesen Fällen ist also während des vegetativen Lebens der Zelle die vegetative und reproduktive Kernsubstanz in einem einzigen morphologisch differenzierten Zellkern vereinigt; erst am Ende des vegetativen Lebens tritt die Sonderung in die beiden Kernsubstanzen ein, wobei die Geschlechtskernsubstanz die Konfiguration des Chromidium annimmt.

Im Gegensatz hierzu ist bei den meisten Infusorien die Trennung der beiden Kernsubstanzen während des ganzen vegetativen Lebens in Form zweier differenzierter Zellkerne vorhanden[3]). Umgekehrt wie bei den vorher geschilderten Fällen tritt hier der somatische Kern, der Makronucleus, am Ende des vegetativen Lebens in den Zustand des Chromidiums ein. Eine vermittelnde Stellung zwischen diesen beiden Verhalten nimmt Entamoeba coli[4]) ein, hier sind wie bei den Coccidien somatische und geschlechtliche Kernsubstanz in einem Kern vereinigt, erst vor dem Geschlechtsakt tritt die Trennung ein unter Bildung von vegetativen Chromidien wie bei den Infusorien. Da hiernach bald die vegetative, bald die reproduktive Kernsubstanz in der Konfiguration des Chromidiums auftreten kann, ist es auch denkbar, daß in derselben Zelle beide Kerne zugleich in aufgelöstem Zustande sich finden. Dies ist in der Tat der Fall bei manchen Infusorien[5]), aber auch bei den jungen makrosphärischen Individuen von Polystomella[6]). Diese Foraminifere bietet in ihrem Entwicklungszyklus alle bisher erwähnten Modifikationen der Kernkonfiguration, und zwar: nach der Kopulation einen einzigen morphologisch differenzierten Nucleus, in der mikrosphärischen Generation tritt eine Sonderung der Geschlechtskerne von den vegetativen ein, beide nehmen die Konfiguration von Chromidien an und behalten sie auch während der Schizogonie, erst in der zweiten Generation, der makrosphärischen, bildet sich der sog. Prinzipalkern als morphologisch differenziertes Gebilde aus und persistiert in dieser Form bis zum Ende des vegetativen Lebens, wo er unter Degeneration zugrunde geht. Die Geschlechtskernsubstanz verharrt im Chromidienzustand; erst bei der Gametenbildung differenziert sie sich zu zahlreichen echten Kernen. Ich habe den Gedanken ausgesprochen[7]), daß die Chromidienbildung der generativen Kerne eine Anpassung an die plötzliche Ausbildung einer reichlichen Brut von Tochterzellen darstellt; die Kernsubstanz für die Brut wird schon frühe im Plasma reichlich angelegt und vermehrt, um in dieser die

[1]) Hertwig, R., Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879.

[2]) Brandt, R., Die Kernteilung bei koloniebildenden Radiolarien. Mitt. d. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte, 12. Heft, Januar 1890.

[3]) Eine Ausnahme machen nur wenige Formen, wie die Opalinen, die meist viel gleichartige Kerne besitzen, die keinerlei Differenzen aufweisen. Hier scheint die Differenzierung in vegetative und reproduktive Kernsubstanzen erst kurz vor der uns unbekannten Konjugation einzutreten; vgl. hierzu Loewenthal, W., Das Auftreten eines Mikronucleusartigen Gebildes bei Opalina ranarum. Arch. f. Protistenk., Bd. 3, 1905, S. 387—390.

[4]) Vgl. Schaudinn, l. c. S. 596, 4.

[5]) Z. B. bei Foettingeria actiniarum nach Caullery und Mesnil. C. R. Soc. Biologie, 1903, p. 806; ferner bei Opalinopsis und Chromidina nach den Untersuchungen von R. Gonder. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 5, 1905, S. 240.

[6]) Vgl. Schaudinn, l. c. S. 596, 3-4.

[7]) Vgl. Schaudinn, l. c. S. 596, 4.

mechanischen Funktionen des Plasmas (Strömungen, Nahrungsaufnahme usw.) am wenigsten störenden Form so lange zu verharren, bis sie verwendet wird.

Die Dauer des Chromidienzustandes wechselt im Entwicklungszyklus der verschiedenen Protozoen. Ein Beispiel für die frühzeitige Anlage eines Geschlechtschromidiums und Persistenz desselben während des ganzen vegetativen Lebens gibt Centropyxis und Chlamydophrys. Hier ist die somatische Kernsubstanz als Zellkern differenziert und die reproduktive Kernmasse als Chromidium ausgebildet, ähnlich dürfte es bei den meisten Süßwasserpolythalamien sein. Goldschmidt[1]) hat für die Geschlechtschromidien im Gegensatz zu den vegetativen den Namen Sporetien (bzw. Sporetium) vorgeschlagen; Mesnil[2]) nennt sie Idiochromidien im Gegensatz zu den Trophochromidien. Da sie morphologisch gleichartig erscheinen, dürfte es wohl zweckmäßig sein, beiden Namen das Wort „Chromidien" zu belassen, wie es Mesnil vorschlägt, nur scheint mir der Ausdruck Idiochromidien schon zu viel theoretische Spekulation einzuschließen, den realen Verhältnissen würden vielleicht die Bezeichnungen Somato- und Gametochromidien am besten entsprechen. Daß es reine Gametochromidien gibt, ganz ohne Beimengung somatischen Kernmaterials, dürfte nicht wahrscheinlich sein.

Aus diesen kurzen Betrachtungen über die Kernkonfiguration können wir für die Protozoen den Schluß ziehen, daß überall, wo die Entwicklungsgeschichte und speziell die Befruchtung genauer bekannt geworden ist, ein den Kernverhältnissen der Infusorien ähnlicher Dualismus der somatischen und generativen Kernsubstanzen in irgendeinem Entwicklungsstadium erkennbar war.

Die Erforschung des Baues einiger Flagellaten, besonders der im Blute schmarotzenden Trypanosomen ergab schon vor längerer Zeit das Resultat, daß bei den meisten derselben außer dem typischen Zellkern, der im Entoplasma gelegen ist, ein zweites ebenfalls kernähnlich sich färbendes kleineres Gebilde vorhanden ist, das bei allen untersuchten Arten mit dem Lokomotionsapparat, der undulierenden Membran oder Geißel, in Verbindung stand. Man hatte beobachtet, daß dieses, oft an der Grenze des Ektoplasmas gegen das Entoplasma gelegene Gebilde sich bei der Vermehrung der Zelle ebenso wie der Kern teilt und geschlossen, daß es ein beständiges Organell der Flagellatenzelle sei. Man hat es wegen seiner Verbindung mit dem Geißelapparat als Blepharoplast bezeichnet, besonders nachdem man erkannt hatte, daß bei der Teilung die neue Geißel von ihm seinen Ursprung nimmt. Wegen der äußeren Ähnlichkeit mit dem Kleinkern der Infusorien haben es besonders englische Forscher direkt als Mikronucleus bezeichnet und in Gegensatz zum Makronucleus gestellt, ohne freilich eine Berechtigung dazu zu haben, da man seine Entwicklungsgeschichte nicht kannte. Durch die Arbeiten von Prowazek[3]) und mir[4]) über verschiedene Flagellaten, insbesondere Trypanosomen-ähnliche Formen, wurde aber die Kernnatur dieser Geißelbasis, des Blepharoplastes, erwiesen. Es liegt also bei den Trypanosomen und verwandten Formen ebenfalls ein Kerndualismus vor, und zwar ist diese Differenzierung während des vegetativen Lebens beständig.

Wir werden auf Grund der Entwicklungsgeschichte zu prüfen haben, ob dieser Di-

---

[1]) l. c. S. 594, 1.

[2]) l. c. S. 594, 2.

[3]) Vgl. Prowazek, S., Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 20, Heft 3, 1904. — Derselbe, Studien über Säugetiertrypanosomen. Ibid. Bd. 22, Heft 2, 1905.

[4]) Vgl. Schaudinn, F., Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Ibid. Bd. 20, Heft 3, 1904.

morphismus in irgendwelcher Weise mit dem der Infusorien und anderen Protozoen zu vergleichen ist.

Wie bei den Infusorien müssen wir von dem Zustand der Zelle ausgehen, bei dem der Dimorphismus noch nicht morphologisch ausgeprägt ist. Es ist in beiden Fällen der Zustand des Synkaryon nach der Befruchtung. Hier besitzt der einzige vorhandene Kern noch alle Qualitäten, die somatischen sowohl als die generativen gemischt. Bei den Infusorien erfolgt nun die Differenzierung des somatischen wie generativen Kerns in der Weise, daß das Synkaryon sich durch Mitose in zwei Kerne teilt, indem dann erst die beiden Tochterkerne sich different entwickeln. Bei den Trypanosomen tritt das Synkaryon ebenfalls[1]) in eine Mitose ein, aber dieselbe ist bereits heteropol, der eine Tochterkern ist von Anfang an kleiner und auch in seinem feineren Bau different von dem größeren; er ist relativ reicher an Plastin und ärmer an Chromatin, erscheint daher dichter und lichtbrechender. Im ganzen kann man aber sagen, daß der Ursprung des Kerndimorphismus bei den Infusorien und den daraufhin untersuchten Trypanosomen nicht wesentliche Unterschiede aufweist. In beiden Fällen sondern sich die beiden Kerne voneinander auf dem Wege einer Mitose. Um Kriterien für eine Vergleichung zu erhalten müssen wir demnach das Schicksal der beiden Kerne weiter verfolgen. Der Mikronucleus der Infusorien verharrt, soweit wir bisher wissen, während des vegetativen Lebens in Ruhe, der Makronucleus erleidet hingegen fortwährend Strukturveränderungen, er ist augenscheinlich lebhaft an dem vegetativen Leben der Zelle beteiligt; beide Kerne teilen sich bei der Vermehrung der Zelle und gehen auf die Tochterzellen über. Bei den Trypanosomen ist letzteres auch der Fall, aber während des vegetativen Lebens verhält sich der kleinere Kern total abweichend von dem Mikronucleus der Infusorien. Er ist nicht in Ruhe, sondern bildet durch heteropole Mitose einen umfangreichen, komplizierten Apparat, den Lokomotionsapparat der Zelle[2]), die undulierende Membran und die Geißeln aus und liefert zugleich die als Myoneme bezeichneten kontraktorischen Organellen des Ektoplasma, kurz er dokumentiert sich im vegetativen Leben der Zelle als Zentrum der animalen Funktionen des Organismus, ist also funktionell auf Grund unserer heutigen Kenntnisse nicht mit dem Mikronucleus der Infusorien vergleichbar. Der Bewegungsapparat der Trypanosomen ist hiernach ein Kernprodukt, er entsteht durch Differenzierung von Zellkernen[3]). Wir wissen ferner, daß dieser komplizierte Lokomotionsapparat zugrunde geht, wenn der Flagellat in das Ruhestadium übergeht. Es bleibt dann nur sein Bildner, der Blepharoplast erhalten, der nach dem Ruhezustand imstande ist, aus sich wiederum einen ganzen neuen Geißelapparat zu regenerieren. Mit anderen Worten, wir haben hier einen zweiten Kerndimorphismus in der Zelle, Blepharoplast und Lokomotionskernapparat. Ersterer bleibt beständig, letzterer geht im Ruhestadium zugrunde. Der differenzierte Lokomotionskernapparat hat hiernach die Eigenschaften eines somatischen Kerns, er ist, wie Goldschmidt[4]) bereits ausgeführt hat, dem Makronucleus der Infusorien vergleichbar. Dies gilt aber keineswegs für den Blepharoplasten selbst[5]), derselbe bleibt beständig erhalten und nimmt vor allem auch an der Befruchtung teil; er entspricht also in dieser Hinsicht dem Geschlechtskern der Infusorien; sollen wir ihn also doch mit einem Mikronucleus vergleichen? Für sich

[1]) Vgl. das Schema Taf. XXX, Fig. 1—3.

[2]) Vgl. in dem Schema Taf. XXX, Fig. 4.

[3]) Natürlich mit dem dazu gehörigen Plasma.

[4]) l. c. S. 594, 1.

[5]) Hierin stehe ich in Gegensatz zu den Ausführungen Goldschmidts, der den ganzen Blepharoplast und Lokomotionskernapparat mit dem Makronucleus der Infusorien vergleicht.

betrachtet ist diese Homologisierung vielleicht richtig; der einheitliche Blepharoplast zerlegt sich durch Mitose wie das Synkaryon der Infusorien in einen somatischen, am Ende des beweglichen Zustandes, oder vor der Kopulation zugrunde gehenden Kern und in einen generativen, bei der Befruchtung mit seinem Partner verschmelzenden Kern. Aber was tun wir dann mit dem großen anderen Kern der Trypanosomenzelle? Derselbe verändert auch seine Struktur während des vegetativen Lebens und scheint sich wie sein Partner, der Blepharoplast, im vegetativen Leben der Zelle lebhaft zu betätigen. Zu gewissen Zeiten produziert er somatische Chromidien[1]), die sich im Plasma auflösen und zugrunde gehen; kurz man kann annehmen, daß er mit den vegetativen Funktionen der Zelle in Verbindung steht. Er beteiligt sich aber ebenso wie der Blepharoplast an der Befruchtung, wie wir sehen werden. Die Fähigkeit der Differenzierung eines vegetativen Chromidiums und eines Generationskerns besitzt er also ebenso wie das Synkaryon der Infusorien. Man ist also berechtigt die Chromidien mit dem Makronucleus, den Kern selbst mit dem Mikronucleus zu vergleichen. Wir können somit das Resultat abstrahieren, daß in der Trypanosomenzelle ein doppelter Kerndimorphismus verwirklicht ist; es sind gewissermaßen zwei differente Infusorienkernapparate miteinander verbunden. Wir kommen nunmehr zu der Fragestellung, was dieser zweite in den somato-generativen Dimorphismus eingeschachtelte Dualismus für eine Bedeutung hat. Die Lösung gibt eine Betrachtung der Differenzierung der Geschlechtsindividuen der Trypanosomen[2]).

Es ist allgemein bekannt, daß die Charakteristik des weiblichen Organismus in einem Überwiegen der vegetativen Eigenschaften gegenüber den animalen zu suchen ist. Die Größe und die Anhäufung von Reservestoffen, sowie der Rückgang der lokomotorischen Fähigkeiten sind die Haupteigentümlichkeiten der weiblichen Zelle.

Die typische männliche Zelle bildet das Gegenstück hierzu, die Lokomotionsfähigkeit ist extrem gesteigert auf Kosten der Größe des Organismus. Die vegetativen Eigentümlichkeiten der Zelle sind von den animalischen ganz zurückgedrängt.

Diese Charakteristik trifft auch auf die weiblichen und männlichen Trypanosomen zu. Gegenüber den indifferenten Individuen[3]) sind die Weibchen größer, reich an Reservestoffen, der Geißelapparat ist kleiner[4]), ja er kann ganz rückgebildet sein, daher die Beweglichkeit geringer. Die männlichen Individuen sind dagegen sehr klein, arm an Plasma, hingegen der Lokomotionsapparat enorm vergrößert und infolgedessen die Beweglichkeit außerordentlich gesteigert. Betrachten wir nun die Kernverhältnisse, so ist bei den Weibchen der eigentliche Kern sehr groß[5]), während der Blepharoplast verhältnismäßig klein ist; bei den Männchen ist das umgekehrte Verhältnis zu finden. Da wir nun andererseits aus der Entwicklungsgeschichte wissen, daß der Blepharoplast den Lokomotionsapparat bildet, während der größere Kern somatische Chromidien produziert, kommen wir zu dem Schluß, daß der Blepharoplast überwiegend männliche, der große Kern vorwiegend weibliche Eigenschaften aufweist. Der Dimorphismus der beiden Kerne ist demnach ein Geschlechtsdimorphismus. Das indifferente Trypanosoma ist zwitterig, ein Organismus mit weiblichen und ein zweiter mit männlichen Eigenschaften sind kombiniert.

[1]) Vgl. im Schema Fig. 4.
[2]) Vgl. im Schema die Reihen 1—4, 5—8, 9—12.
[3]) Vgl. das Schema Fig. 1 und 5.
[4]) Vgl. Fig. 4 und 8.
[5]) Vgl. Fig. 7 und 12.

Die Differenzierung des Geschlechts erfolgt in der Weise, daß bei dem weiblichen Trypanosoma der weibliche Organismus auf Kosten des männlichen die Oberhand gewinnt[1]), bei dem männlichen das Umgekehrte der Fall ist. Daß aber sowohl Weibchen als Männchen nicht ganz von den Eigenschaften ihres Gegenstückes befreit zu werden brauchen, das beweist die Fähigkeit mancher Flagellaten sich durch Parthenogenese bzw. Etheogenese zu vermehren und hierbei wiederum indifferente Individuen zu produzieren. In beiden Fällen erfolgt die Auslösung der Entwicklungshemmung durch Selbstbefruchtung, d. h. durch Karyogamie der durch Teilung eines Mutterkerns entstandenen Schwesterkerne nach vorausgegangener Reduktion, und zwar reorganisiert sich bei der Parthenogenese durch diese Autogamie der weibliche Kern, bei der Etheogenese der männliche. Wir kommen also zu dem Schluß, daß beide geschlechtlich differenzierte Kerne im Grunde wiederum zwitterig sind, ebenso wie ihr Mutterkern.

Ein derartiger geschlechtlicher Kerndimorphismus, der fast während des ganzen Lebens des Organismus auch morphologisch nachweisbar erhalten bleibt, ist meines Wissens bisher bei den Protozoen nicht bekannt gewesen. Trotzdem glaube ich, daß die Zwittrigkeit des Kernapparates in kurzer Zeit bei vielen Formen auch morphologisch nachgewiesen werden wird. Bei den Infusorien weisen die vor kurzem durch Prandtl[2]) gemachten Entdeckungen darauf hin. Der Mikronucleus ist auch hier zwitterig, die Differenzierung des männlichen und weiblichen Kerns tritt aber nur einen Augenblick morphologisch nachweisbar zutage, und zwar kurz vor der Befruchtung. Mußte man den Wanderkern physiologisch schon lange als different vom stationären betrachten, so beweisen die Angaben Prandtls, daß auch morphologische Differenzen vorhanden sind; beim männlichen Kern überwiegen wie beim Blepharoplasten die animalen, lokomotorischen Eigentümlichkeiten, Ausbildung einer kräftigen Plasmastrahlung bei geringerer Größe. Ähnliche Verhältnisse scheinen mir nach einer Revision meiner älteren Beobachtungen auch bei der Entamoeba coli verwirklicht zu sein, deren Karyogamie ja fast vollständig mit der der Infusorien übereinstimmt. Der Gegensatz gegenüber dem Verhalten der Trypanosomen besteht nur darin, daß bei diesen die Geschlechtsdifferenz der Kerne während des ganzen vegetativen Lebens sichtbar wird, während bei den Infusorien nur kurz vor der Befruchtung der männliche und weibliche Komponent des zwitterigen Generationskerns zu erkennen sind.

Für eine Besprechung des Reduktionsproblems bei den Protozoen liegt zurzeit noch nicht genügendes Material vor. Wir kennen zwar bei einer ganzen Reihe von Formen Kernteilungs- und Kerndegenerationsvorgänge, sowie Ausstoßung von Kernbestandteilen vor der Befruchtung, die an die Reifungsteilungen der Metazoen erinnern (Actinophrys, Actinosphaerium, die Infusorien, Coccidien, Haemosporidien usw. bieten Beispiele hierfür). In den meisten Fällen kann man aber über die Bedeutung dieser Vorgänge für das Reduktionsproblem nichts Sicheres aussagen, weil die Chromosomen wegen technischer Schwierigkeiten nicht gezählt werden konnten. Ich kenne nur zwei Fälle, wo eine Reduktion wie bei den Metazoenzellen wahrscheinlich gemacht worden ist, die Trypanosomen nach Prowazek und Schaudinn[3]) und die neueste Beobachtung von Prandtl[4]) bei Infusorien. Die Trypanosomen, die fast alle, soweit sie bisher untersucht sind, in ihren beiden Kernen die Normalzahl 8 der Chromosomen aufweisen[5]), redu-

---

1) Vgl. Fig. 6 und 7 und Fig. 10 und 11.

2) Prandtl, H., Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. Biol. Zentralbl., Bd. 25, Nr. 5, 1905.

3) l. c. S. 601, 3-4.

4) l. c. S. 604, 2.

5) Nur Spirochaeta ziemanni besitzt die Normalzahl 16 der Chromosomen.

zieren sie vor der Befruchtung in beiden Kernen auf 4[1]), und zwar nach dem Boverischen Typus unter Bildung von Vierergruppen, die aufgeteilt werden. Besonders Bemerkenswertes bieten diese Reduktionsteilungen nicht, unsere Kenntnisse hierüber sind bezüglich der Details auch noch so lückenhafte, daß eine Diskussion dieses Problems noch nicht ratsam erscheint. Dasselbe gilt für die Reduktion bei Didinium, die bei der zweiten Reifungsteilung der Mikronuclei nach dem alten Weismann-vom Rathschen Typus erfolgen soll. Aus der Äquatorialplatte mit der Normalzahl der Chromosomen 16 wandern je acht nach entgegengesetzten Seiten in die Tochterkerne auseinander.

Bezüglich des dritten Partners bei der Befruchtung der Metazoen, des Zentralkörpers, liegen bei Protozoen auch nur lückenhafte Beobachtungen vor, die eine Diskussion auf breiterer Basis vorläufig unmöglich machen. Wir kennen nur in zwei Fällen das Verhalten des Centrosoms bei der Befruchtung: bei den Trypanosomen[2]) und bei Stylorhynchus[3]). In beiden Fällen wird angegeben, daß sowohl der weibliche als der männliche Organismus bei der Befruchtung einen Zentralkörper in die Copula mitbringt, und daß die beiden Körper ebenso wie die Kerne der Gameten verschmelzen. Bei den Trypanosomen sowohl wie bei Stylorhynchus kommen die Untersucher zu dem übereinstimmenden Resultat, daß das Zentralkorn ein zyklisches Gebilde ist[4]), das heißt im Leben der Zelle als ständiges Organell an den Kern geknüpft einen konstanten Entwicklungskreis durchmacht. Auf die Einzelheiten hier einzugehen würde uns zu weit führen, auch scheinen mir bei der Schwierigkeit der Deutung so winziger Strukturen trotz des unabhängig von zwei verschiedenen Seiten gewonnenen gleichartigen Resultats erst weitere Forschungen über dieses Problem notwendig. Ich wollte es hier nur angedeutet haben. Die Komplikation, die durch die Geschlechtsdifferenz der Kerne bei den Trypanosomen auch in ihrer Zentralkörperentwicklung herbeigeführt wird, ist andeutungsweise auch aus der schematischen Tafel zu entnehmen, in der die Zentralkörper in den Kernen schwarz eingetragen sind.

Der Prozeß der Karyogamie, der ja nach den neueren Anschauungen den eigentlichen Befruchtungsakt darstellt, spielt sich bei den meisten Protozoen, soweit bisher bekannt, in der einfachen Weise ab, daß die beiden Kerne der Gameten sich aneinanderlegen und unter Verwischung ihrer Grenzen allmählich zu einem einheitlichen Synkaryon verschmelzen. Bei vielen Formen nimmt das Synkaryon die Gestalt einer Spindel an, die aber mit einem Teilungsvorgange nichts zu tun hat und verharrt sehr lange in diesem Zustande. Es ist möglich, daß,

[1]) Vgl. im Schema Fig. 14, in der die beiden Doppel-Reduktionskerne des weiblichen Individuums angedeutet sind (♀ R. ☿), die demnach zwittrigen Charakter haben. Bei den Männchen erfolgt die Reduktion des Doppelkerns in zwei Etappen, der weibliche, mehr vegetative, Komponent reduziert seine Chromosomenzahl schon bei der 2. Teilung zur Spermatogenese (Fig. 10), während der männliche, mehr animale Qualitäten besitzende Komponent erst nach dem Eindringen in das weibliche Individuum reduziert wird (Fig. 15 ♂ R. ♂).

[2]) Vgl. Schaudinn und Prowazek, l. c. S. 601, 3-4.

[3]) Vgl. Léger, l. c. S. 596, 6.

[4]) Man würde es hiernach nur mit dem Centriol Boveris vergleichen dürfen, hingegen versuchen können, den komplizierten Centrosomenapparat der Metazoenzelle als Differenzierung eines zweiten, dem Blepharoplasten vergleichbaren Kernapparates zu erläutern. Am meisten Aussicht scheint mir für derartige Spekulationen die Betrachtung der Spermatogenese der Metazoen zu bieten. Zurzeit kennen wir aber bei der Spermatogenese der Protozoen noch zu wenig Details, um einen solchen Vergleich fruchtbar zu gestalten. Zum Teil komme ich aber auf Grund meiner neueren Untersuchungen doch wieder auf die alten, in meinem Bonner Heliozoenvortrag aufgestellten Hypothesen zurück, nach denen ich eine Ableitung des Zentralkörpers von einem zweiten Zellkern versuchte. Neu hinzugekommen ist nur die Vorstellung, daß das Zentralkorn von Anfang an ein selbständiges Zellenorganell ist.

wie bei manchen Metazoen, die wirkliche Vermischung der beiden Kernbestandteile erst viel später stattfindet.

Komplizierter gestalten sich die Kernverschmelzungen bei den mit zwei differenten Kernen versehenen Gameten der Trypanosomen. Es verschmelzen nach Beendigung der komplizierten Reifungsvorgänge die homologen Kerne miteinander, also der kräftigere weibliche Kern des Makrogameten mit dem geschwächten weiblichen des Mikrogameten und der geschwächte männliche Kern des Weibchens mit dem kräftigen männlichen Kern des Männchens. Es entstehen so zwei Synkaryen, die dann erst miteinander verschmelzen, in der Form, daß das männliche Synkaryon in das Zentrum des weiblichen rückt. Die verschmolzenen Zentralkörner, die mit den männlichen Kernen verbunden sind, liegen dann genau im Zentrum des Kopulationskerns (vgl. Fig. 15—16 des Schemas).

Das Wesen der Doppelbefruchtung bei unseren Formen besteht sonach darin, daß die Kerndifferenz wieder ausgeglichen wird. Dies ist meines Erachtens ein für das Leben des Organismus nicht zu entbehrender Prozeß. Die innere Differenz der Kerne, und damit der ganzen Zellorganisation, die durch die äußeren Lebensbedingungen und durch die in den Organismen selbst gelegenen Unvollkommenheiten während des vegetativen Lebens nach den beiden Extremen der überwiegend vegetativen, weiblichen und der vorwiegend animalischen, männlichen Formen führt, bewirkt eine Hemmung der Vermehrungsfähigkeit der Zelle; der Organismus würde zugrunde gehen, wenn nicht die Möglichkeit eines Ausgleiches der physiologischen Einseitigkeiten bestünde. Diesen Ausgleich der Extreme, die Schaffung wieder vermehrungsfähiger, indifferenter Formen, bei denen die vegetativen und animalischen Funktionen sich noch die Wage halten, bewirkt die Befruchtung.

Zum Schluß möchte ich der Überzeugung Ausdruck geben, daß der Dualismus der Zelle, der die Notwendigkeit der Konkurrenz der beiden aneinander unauflöslich gefesselten Gegensätze bietet, ein Bild des Lebensprozesses selbst ist. Ist dieser Dualismus gestört, so hört das Leben auf. Ich halte das Bestehen dieses Dualismus, mag er nun als Dimorphismus der Kerne oder der Gesamtorganisation unserem Auge erkennbar werden, oder nur physiologisch sich bemerkbar machen, für ein Postulat bei allem Lebenden. Da aber derselbe Dualismus, der das Wesen der Lebensmaschine ausmacht, gerade durch die Differenzierungsmöglichkeit, oder sagen wir Siegesmöglichkeit einer seiner beiden Einheiten den Keim des Unterganges in sich trägt, so halte ich auch die Ausgleichungsmöglichkeit, d. h. die Befruchtung für einen allen Lebewesen zukommenden Vorgang.

Das kleine, sich ewig teilende und wieder wachsende Plasmatröpfchen braucht meines Erachtens in unseren theoretischen Vorstellungen keine Rolle zu spielen. Die Entstehung des Lebens aus dem Anorganischen wird uns mit dem Fallen dieser Vorstellung nicht schwerer oder leichter erklärbar werden als mit derselben. Mit der Annahme des primären physiologischen Dualismus der organischen Substanz haben wir ohne weiteres die Vorstellungen des Geschlechtsdimorphismus und der Befruchtung gewonnen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Die Tafel stellt ein Schema der Kernverhältnisse des Trypanosoma noctuae dar, auf Grund der Vorstellungen, die in meiner Publikation über den Entwicklungszyklus dieser Form niedergelegt sind. Eine Lektüre dieser Arbeit und der zitierten Publikationen von Prowazek dürfte für das Verständnis der Tafel zu empfehlen sein. Rot bezeichnet die vegetativen weiblichen Charaktere des Kernapparates, blau die animalen, männlichen. In Tuscheton sind die somatischen, schließlich dem Untergang geweihten, aber immer wieder aus den regenerativen Kernbestandteilen reproduzierbaren Qualitäten der Kerne angedeutet. Schwarz ist der Zentralkörper-Apparat eingezeichnet.

Fig. 1—4 stellen die Ausbildung des Kernapparates des indifferenten Trypanosoma aus den indifferenten Ookineten dar. In Fig. 4 sind *s. Chr.* = somatische Chromidien, die vom großen weiblichen bzw. vegetativen Kern gebildet werden und *a. Chr.* = animale Chromidien, die vom männlichen, animalen Kern in der Form des Lokomotionsapparates gebildet werden, angedeutet.

Fig. 5—8 stellen die Differenzierung des weiblichen Trypanosoma aus dem weiblichen Ookineten dar. Der männliche Kern (Blepharoplast) vermehrt sich auf 8 (Fig. 6) Kerne, die aber nicht lebensfähig sind, sondern resorbiert werden. Der männliche Anteil der Zelle wird auf diese Weise geschwächt. Der weibliche Kern, der schon von vornhinein im Übergewicht war (Fig. 5), produziert einen kleinen Blepharoplasten (Fig. 7), der dann einen entsprechend kleineren Geißelapparat ausbildet (Fig. 8).

Fig. 9—13 stellen ein Schema der Spermatogenese dar. Hier hat von Anfang an der Blepharoplast das Übergewicht im Leben der Zelle (Fig. 9). Der vegetative weibliche Kern geht zugrunde (Fig. 10, 11). Bei der zweiten Kernteilung der Blepharoplasten wird die Chromosomenzahl ihrer weiblichen Kernanteile reduziert (♂ R. ♀), während in den männlichen Komponenten die Normalzahl der Chromosomen noch erhalten bleibt. Die Zelle bildet acht Spermienkerne (Fig. 11). Die Kerne, in denen das männliche Element überwiegt, sondern ihren geschwächten und reduzierten weiblichen Bestandteil als differenzierten Kern ab (Fig. 11—12). Der Blepharoplast bildet durch heteropole Mitose den Lokomotionsapparat der Spermie aus (Fig. 13). Hierbei büßt auf nicht näher bekannte Weise der weibliche Kern der Zelle sein Zentralkorn ein.

Fig. 14—16 stellen den Befruchtungsprozeß dar. Die weibliche Zelle reduziert ihren zwittrigen Doppelkern (♀ R. ☿ Fig. 14), kurz vor dem Eindringen des Spermatozoons. Der Kern entledigt sich seiner somatischen Bestandteile in Form von Chromidien (*s. Chr.*). Die Spermie reduziert nach dem Eindringen in den weiblichen Organismus zunächst ihren männlichen Kern (♂ R. ♂ Fig. 15). Ihr bereits früher (Fig. 10) reduzierter weiblicher Kern verschmilzt mit dem weiblichen Kern der weiblichen Zelle, dann rücken auch die beiden männlichen Kerne der Kopulanten in das weibliche Synkaryon hinein und verschmelzen (Fig. 16), ebenso die Zentralkörner, die sie mitbringen. Bemerkenswert ist noch, daß ebenso wie bei dem weiblichen Kern der Spermie, auch bei dem des Eies das Zentralkorn verschwunden ist. Die somatischen Bestandteile (Lokomotionsapparat) der Spermie lösen sich im Plasma des Eies in Gestalt von Chromidien auf (Fig. 15 *a. Chr.*).

Zur Kenntnis der Spirochaete pallida.

Die Literatur über die Spirochaete pallida ist in den wenigen Monaten seit dem Erscheinen der ersten Mitteilungen über das Vorkommen dieses Organismus in syphilitischen Produkten in außergewöhnlichem Maße gewachsen. Trotz der Kleinheit und Schwierigkeit der Darstellung ist diese durch ihre Gestalt gut charakterisierte Spirochaete bereits von über hundert Autoren[1]) in den verschiedensten Produkten der Syphilis gefunden worden. Die Befunde werden sich allmählich noch weiter vermehren, wenn erst alle Untersucher die notwendige Übung im Auffinden und färberischen Darstellen dieser zarten Formen besitzen werden; die meisten Bearbeiter geben an, daß sie beim Beginn ihrer Untersuchungen nur spärliche Individuen fanden oder gar negative Resultate hatten, bei weiterer Beschäftigung mit dem Objekt aber immer zahlreichere positive Befunde aufzuweisen hatten. Mir selbst ist es ebenso gegangen; seitdem ich mich mit dem Organismus intensiv beschäftige, ist die Zahl der positiven Befunde stetig gestiegen, so daß ich zuletzt in allen (über 70) primären und sekundären Syphilisaffektionen[2]), die mir zu Gebote standen, die Spirochaete pallida nachgewiesen habe. Ich habe jetzt die Überzeugung gewonnen, daß dieser Organismus regelmäßig bei allen Formen der Syphilis vorkommt, bis auf die tertiären, bei denen ich ihn bisher stets vermißt habe. Ich vermute aber, daß in diesen Spätformen der Syphilis sich die Spirochaete pallida noch in dem wenig charakteristischen, körnchenähnlichen Ruhezustand finden wird, den ich in meiner ersten Publikation (mit Hoffmann) kurz erwähnt habe. Erst wenn ich reicheres Material von tertiärer Lues untersucht haben werde, kann ich näher auf diese Frage zurückkommen. Auch auf den feineren Bau, die Kernverhältnisse und die Entwicklungsgeschichte der Spirochaete pallida beabsichtige ich vorläufig nicht einzugehen, da die Untersuchungen hierüber wegen der Kleinheit des Objekts sehr schwierig und noch fern vom Abschluß sind. Einzelbeobachtungen, Vermutungen und Ideen hierüber mitzuteilen scheint mir zurzeit wenig Wert zu besitzen. Meines Erachtens werden wir in diese Probleme nur nach vergleichenden, vorbereitenden Arbeiten über andere, größere Spirochaeten, die auf breitester Basis

---

[1]) Die fortlaufenden Zusammenstellungen der Protozoen-Literatur im Archiv für Protistenkunde bringen im Abschnitt „Spirochaeten" auch die Titel der Arbeiten über Spirochaete pallida.

[2]) In der ausführlichen Arbeit werde ich näher auf diese Fälle eingehen. Von interessanteren Befunden seien erwähnt: drei Fälle von kongenitaler Syphilis (positive Befunde in Pemphigus, Leber, Milz, Drüsen, Nieren, Nebennieren, Lungen usw.); vier Fälle von experimentell erzeugter Syphilis bei Affen (Primäraffekte); einmal positiver Befund im Geschabe eines frischen Roseolaflecks beim Menschen; zwei positive Befunde im Blut bei sekundärer Syphilis (Roseola) nach der Methode von Noeggerath und Stähelin usw.

auszuführen sind, eindringen können. Wir kennen noch von keiner echten Spirochaete die Entwicklung. Der von mir als Spirochaete Ziemanni bezeichnete, bei dem damaligen Stande meiner Kenntnisse mit den anderen Spirochaeten verglichene Organismus besitzt nur in einem kurzen Entwicklungszustand Spirochaetengestalt. Meine neuen vergleichenden Arbeiten liefern mir immer deutlicher den Beweis, daß dieser Organismus sehr weit von den typischen Spirochaeten (Spirochaete plicatilis, Obermeyeri) entfernt ist und nur vielleicht phylogenetische Beziehungen in fernsten Zeiten der Stammesgeschichte zu ihnen besaß. Wie der allgemeine Bauplan eines Trypanosoma (Kernapparat und Lokomotionsapparat) sich in verschiedenen Protozoengruppen als vorübergehender Entwicklungszustand (vergleichbar etwa dem Gastrulazustand bei den Metazoen) verwirklicht findet, so dürfte auch die Spirochaete als morphologischer Typus in der Entwicklung der Protozoen gelegentlich auftauchen und als Entwicklungsstadium uns phylogenetische Beziehungen andeuten, deren Wertung wir aber bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse kaum richtig erkennen werden. Vor der Hand sollen uns diese Probleme auch nur als Anregungen zu weiterer Forschung dienen; sie haben als solche Diskussionswert und sollten auch von den auf dem Gebiet der Medizin arbeitenden Protozoenforschern eingehend studiert werden, damit sie nicht falsche Vorstellungen über den Wert oder Unwert der theoretischen Spekulation in der Protozoenforschung gewinnen.

Die intensive Beschäftigung der medizinischen Forschung mit der Spirochaete pallida hat nun auch noch einige andere Schwierigkeiten aufgedeckt, die mehr praktischer Natur sind und die ich hier kurz streifen möchte. Es zeigte sich, daß Spirochaeten in den verschiedensten pathologischen Produkten, besonders in zerfallenden Geweben des Menschen viel verbreiteter sind, als man bisher annahm. Ähnlich wie bei den Trypanosomen ist es nun nicht leicht, Artunterschiede bei diesen nur wenige Merkmale besitzenden Organismen herauszufinden, und so hat es auch einzelnen Autoren Schwierigkeiten bereitet, die als Spirochaete pallida bei Syphilis beschriebene Art von ähnlichen Formen, die sie bei anderen Affektionen fanden, zu unterscheiden.

Bei vergleichenden Untersuchungen findet man bald heraus, daß die in rein syphilitischen Produkten[1]) allein vorkommende Spirochaete pallida nur eine geringe Variationsbreite besitzt und im Gegensatz zu den meisten übrigen bekannten Spirochaeten leicht zu charakterisieren ist.

Am lebenden Objekt ist die Unterscheidung von anderen Formen bei einiger Übung wohl am leichtesten; die Zartheit und das geringe Lichtbrechungsvermögen der Spirochaete pallida, vereinigt mit der charakteristischen Gestalt der Spirale mit engen, tiefen, regelmäßigen, meist zahlreichen (10—26) Windungen, sind kaum mit anderen Objekten zu verwechseln. Die Hauptsache ist aber, daß man am lebenden Objekt erkennen kann, daß der Organismus diese typische Spirale nicht nur im Zustande der Bewegung, sondern auch beim Stillstehen aufweist, während alle übrigen ähnlichen Spirochaeten die spiralige, mit engen Windungen versehene Einrollung nur während der lebhaftesten Bewegung zeigen können, in der Ruhe aber in die flach gewundene, mehr der geraden Linie sich nähernde Gestalt zurückkehren. Das eigentümlich starre, man könnte sagen gedrechselte Aussehen der Spirochaete pallida beruht aber darauf, daß die Spirale bei ihr präformiert ist und nur gelegentlich bei Schädigungen aufgegeben wird, während umgekehrt die übrigen Formen die enge Spirale nur gelegentlich bei lebhafter Rotation bilden, um bei Rückkehr zur Ruhe sich zu strecken.

Im konservierten Präparat entsteht nun die Schwierigkeit, daß beim Eintrocknen der

---

[1]) Offene ulcerierte Syphilisprodukte können natürlich auch andere Mikroorganismen, Bakterien und Spirochaeten enthalten, die häufig die Spirochaete pallida ganz überwuchern und zurückdrängen, so daß man sie oft nur in den tiefsten Teilen der Affektion findet.

Ausstriche auch die anderen Spirochaeten gelegentlich im Moment der lebhaftesten Bewegung vom Tode überrascht werden und eng gewunden erscheinen; sie sind dann für den weniger Geübten im Präparat zuweilen nicht leicht von der Spirochaete pallida zu unterscheiden. Man muß sich nun schon der anderen, weniger auffälligen Merkmale bedienen, um zu einer Entscheidung zu kommen. In erster Linie vergleiche man mit typischen, blassen Spirochaeten aus sicher rein syphilitischen Produkten die Dicke (am besten auf mikrophotographischem Wege), die Windungszahl (die anderen Spirochaeten erreichen nie 10—26 enge Windungen wie die Pallida), den Färbungsgrad (Spirochaete pallida stets blaß) und die Färbungsnuance (Spirochaete pallida ist nach Giemsa gefärbt zart rot, die anderen Formen bläulich), ferner die Beschaffenheit der Enden (Spirochaete pallida hat scharf zugespitzte Enden, die Pseudopallidae aus ulcerierten Carcinomen z. B. stumpf abgerundete Enden). So gelang es mir bisher noch immer auch in gefärbten Präparaten, selbst wenn wenige Individuen vorhanden waren, eine sichere Entscheidung zu treffen, ob Spirochaete pallida oder eine andere Form vorlag. Es kommen natürlich bei der Manipulation des Ausstreichens allerlei Kunstprodukte zustande, die z. B. bei der Spirochaete pallida flache Windungen, geraden Verlauf, stumpfes Ende vortäuschen; es ist bei allen solchen morphologischen Untersuchungen ein gewisses Gefühl für das Typische notwendig, und dann versäume man nie alle Charaktere des Objektes gleichzeitig in Rechnung zu ziehen. Trotzdem zweifle ich nicht, daß es beim Studium derartig kleiner Objekte in Präparaten Fälle geben kann, in denen man überhaupt nicht zu einer sicheren Entscheidung gelangt, das kommt auch bei viel größeren Objekten gar nicht selten vor.

Erhöht werden die Schwierigkeiten der Unterscheidung der Spirochaete pallida von anderen Formen im gefärbten Präparat durch ungenügende Färbung der Ausstriche, weil dann auch die gewöhnlichen Spirochaeten blaß und halb so dünn erscheinen, wie in einem richtig gefärbten Präparat[1]). Als beste Färbung kann ich, nachdem ich die anderen für Spirochaete pallida empfohlenen Färbungen auch probiert habe, doch nur noch immer die neue Giemsa-Färbung empfehlen. Man verfahre aber genau nach den Angaben Giemsas[2]). Wenn man richtig eine Stunde unter Alkalizusatz gefärbt hat, müssen die Spirochaeten deutlich rot hervortreten, die Leucocytenkerne müssen dann eine tief schwarzrote Färbung aufweisen, sind sie blau, so ist die Färbung nicht gelungen. Um nicht zu viele Kunstprodukte bei den Spirochaeten zu erhalten, benutze ich zur Fixierung der eben ausgestrichenen Präparate Osmiumdämpfe. Die Windungen und die Enden der Spirochaete pallida treten hierbei besser hervor als beim gewöhnlichen Trockenverfahren; die Färbbarkeit scheint keine Einbuße zu erleiden, wenn man die Osmierung nur einen Augenblick vornimmt.

Zur Darstellung der lokomotorischen Organe der verschiedenen Spirochaeten hat sich am besten die alte Löfflersche Bakterien-Geißelfärbung bewährt. Man muß hierbei aber besonderen

[1]) Die Herren Dr. Kiolemenoglori und v. Cube, die bei Carcinom und verschieden anderen, nicht syphilitischen Affektionen Spirochaeten fanden, die sie nicht von Spirochaete pallida bei Syphilis unterscheiden konnten (cf. Münchener medizinische Wochenschrift 1905, Nr. 27, S. 1275—1276) waren so liebenswürdig, mir ihre Präparate zum Studium zu senden, wofür ich ihnen auch an dieser Stelle besten Dank sage. Es zeigte sich, daß die Färbung, wahrscheinlich weil der Farbstoff nichts taugte, so blaß war, daß die Unterscheidung der Spirochaeten allein hierdurch sehr erschwert war. Typische lange, windungsreiche (mehr als acht Windungen) Spirochaete pallida fand ich aber auch in den blassen Präparaten nicht. Die Neufärbung der Ausstriche zeigte aber, daß ganz andere Formen vorlagen, die weder mit der Spirochaete refringens noch pallida übereinstimmten, sondern ganz anderer Art sind, wie ich durch Photogramme in der ausführlichen Arbeit nachweisen werde. Es kommen mindestens drei oder vier neue Spirochaetenarten in diesen Hautaffektionen vor.

[2]) cf. Deutsche medizinische Wochenschrift 1905, Nr. 26, S. 1026—1027.

Wert auf dünne Ausstriche legen, da sonst die dunkle Tinktion des umgebenden Mediums zu sehr die Strukturen der Spirochaeten verdeckt. Mit dieser Methode habe ich zum ersten Male die undulierende Membran der Spirochaeten so deutlich darstellen können, daß ich sie photographieren konnte, und allmählich bei diesen Studien das Auge im Erkennen dieses Gebildes so geübt, daß ich jetzt auch bei Giemsa-Färbung und am lebenden Objekt ohne Schwierigkeit die undulierende Membran differenzieren kann.

In den ersten Mitteilungen über Spirochaete pallida konnte ich trotz vieler Mühe bei dieser Form die Lokomotionsorgane nicht deutlich darstellen; ich fand an den Enden keine Geißeln und glaubte am lebenden Objekt andeutungsweise Spuren einer undulierenden Membran wahrzunehmen. Ich sah z. B. bei stillstehenden Individuen wellenförmige Bewegungen über die Spirale laufen.

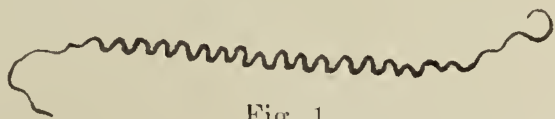


Fig. 1.
Spirochaete pallida mit Geißeln an beiden Polen.



Fig. 4.
Ein kleineres, enger gewundenes Exemplar derselben Art.

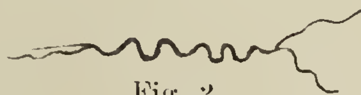


Fig. 2.
Spirochaete pallida, kleineres, dickeres Exemplar, das am oberen Pol zwei Geißeln aufweist (Längsteilung?).



Fig. 5.
Spirochaete aus einem ulcerierten Carcinom, man bemerkt die stumpf abgerundeten Enden und die undulierende Membran.



Fig. 3.
Spirochaete refringens von einem spitzen Condylom, mit deutlich undulierender Membran.



Fig. 6.
Spirochaete dentium, das kleinste bisher von mir beobachtete Individuum dieser Art mit vielen Windungen.



Fig. 7.
Spirochaete plicatilis, Ende eines langen Individuums.

Mit der Löfflerschen Beize untersuchte ich zunächst verschiedene andere Spirochaeten und fand bei allen (Sp. dentium refringens aus spitzen Condylomen, Spirochaeten aus ulcerierten Carcinomen und anderen ulcerösen Prozessen der Haut) die undulierende Membran so deutlich differenziert, daß ich sie mikro-photographisch leicht darstellen konnte. (In der ausführlichen Arbeit werde ich dieses Verhalten in einer Reihe von Tafeln darstellen; als Textfiguren lassen sich die Negative wegen des groben Korns nicht gut reproduzieren, ich kann daher vorläufig nur auf die gezeichneten Textfiguren 3—5 verweisen.) Als deutlich spiraliger, heller Saum umgibt der Periplast die den Kernapparat im Entoplasma enthaltende, mit Löfflerscher Beize tief schwarzrot gefärbte Achse des Organismus. Es war nun von Interesse, mit diesem Verhalten den Typus der Gattung Spirochaete, die freilebende Spirochaete plicatilis zu vergleichen. Es zeigte sich, wie ich später ausführlich darstellen werde, daß diese große Form ebensowenig wie die vorher erwähnten Arten Geißeln besitzt; das Ende ist stumpf abgerundet, der Periplast bildet aber eine prachtvoll darstellbare undulierende Membran (Textfigur 7). Der Kernapparat

besteht aus einem fadenförmigen, in der Längsachse des Organismus verlaufenden Gebilde, das dem lokomotorischen Kernapparat der Trypanosomen entsprechen dürfte, während die vegetative Kernmasse in der Form körnchenartiger Chromidien diesen Faden umgeben (Fig. 7). Eine sehr ähnliche Konfiguration des Kernapparates hat Perrin[1]) für das Trypanosoma Balbianii der Auster nachgewiesen, das man sonach auch besser zur Gattung Spirochaete stellt. Auch bei der Spirochaete refringens, dentium, der Spirochaete der Angina Vincenti, der ulcerierten Carcinome und ähnlicher Zerfallsprodukte scheinen mir die Lokomotionsorgane im Kernapparat dem Schema der Spirochaete plicatilis zu entsprechen. Geißeln haben alle diese Formen jedenfalls nicht. Im Gegensatz zu ihnen ergab die Untersuchung der Spirochaete pallida nach der Löfflerschen Methode keine Andeutung einer undulierenden Membran, wohl aber an jedem Ende der Spirale eine lange zarte Geißel, wie Fig. 1 es zeigt. Ob nicht außerdem doch noch eine bei der Dünne des Organismus im Präparat nur nicht gut darstellbare undulierende Membran vorhanden ist, wie ich nach meinen Beobachtungen am lebenden Objekt noch immer vermute, muß erst die weitere Untersuchung und Übung des Auges lehren. Zurzeit kommt es mir vor, als ob der Körper der Spirochaete pallida im Querschnitt kreisrund begrenzt ist, also zylindrische, nicht bandförmige Gestalt besitzt wie alle übrigen darauf untersuchten Spirochaeten. Der Periplast scheint mir ringsum gleichmäßig entwickelt, sich an beiden Enden verjüngend, in die Geißeln auszulaufen, die etwa die Länge von 4—6 Windungen des eigentlichen Spirochaetenkörpers besitzen. Nachdem ich diese Geißeln in gut gelungenen Löffler-Präparaten zuerst deutlich gesehen und mein Auge eine Zeitlang in ihrer Erkennung geübt hatte, fand ich sie auch in meinen Giemsa-Präparaten, wenn sie dünn ausgestrichen waren, und erkenne sie jetzt fast noch leichter am lebenden Objekt, obwohl ich anfangs danach vergeblich gesucht hatte. Auch die Geißelverhältnisse der Spirochaete pallida werde ich später durch Mikrophotogramme illustrieren.

Wiederholt beobachtete ich ferner Individuen der Spirochaete pallida mit zwei Geißeln an einem Ende, meist waren es kürzere, dickere Individuen, wie in Fig. 2 eins abgebildet ist. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß derartige Stadien vor der Längsteilung standen, und daß wie bei den Trypanosomen die Verdoppelung der Geißeln diesen Vorgang einleitet; näher werde ich auf diese Fragen erst später eingehen. Diese kurze Mitteilung soll nur den Zweck haben, die auf diesem Gebiet arbeitenden Forscher auf das neue, wichtige Erkennungsmerkmal, die Geißeln der Spirochaete pallida gegenüber allen anderen bisher untersuchten Spirochaeten hinzuweisen. Ich betone, daß ich begeißelte Spirochaeten vom engspiraligen Typus der Spirochaete pallida nur bei syphilitischen Produkten gefunden habe und daß ich die so charakterisierten Formen für spezifisch halte.

Da nach diesen neuen Befunden die Spirochaete pallida nicht nur vom Typus der Gattungen Spirochaete und Spirillum, sondern auch von allen anderen bekannten Angehörigen dieser Gattung abweicht[2]), so stimme ich dem Vorschlage von Vuillemin bei (Sur la dénomination de l'agent présumé de la syphilis, in: C. R. Ak. Sic. Paris, Vol. 140, 1905, 5 Juin), der unserer Form vorläufig eine isolierte Stellung zuweisen will und für die Spirochaete pallida den Gattungsnamen Spironema eingeführt hat.

---

[1]) cf. W. S. Perrin, A Preliminary Report on the Life History of Trypanosoma Balbianii, in: Proceed. of the Royal Society London, vol. B. 76, 1905, p. 368—375.

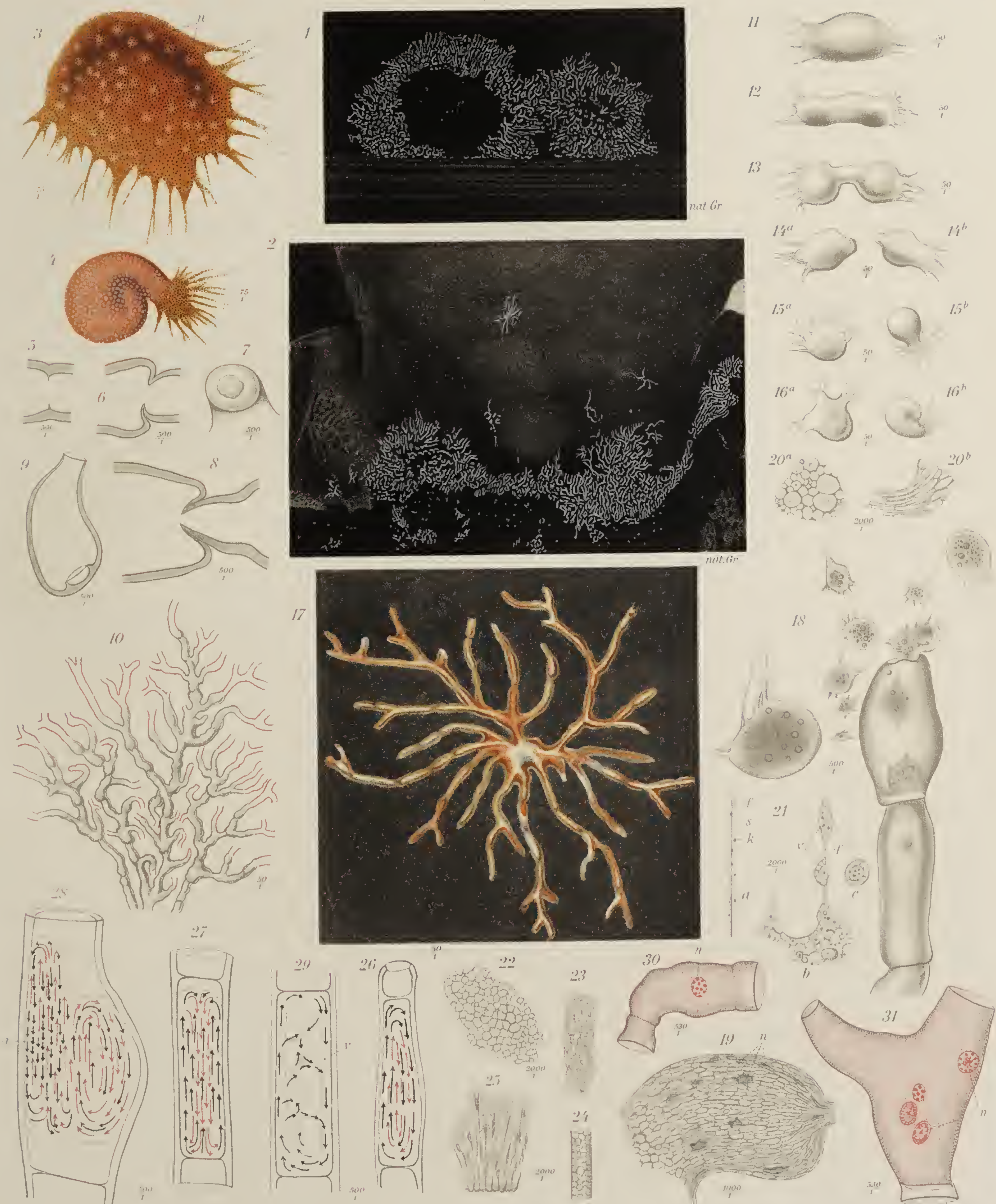
[2]) Die präformierte spiralige Gestalt trennt sie von den echten Spirochaeten, ferner nach den bisherigen Kenntnissen auch der Besitz von Geißeln, der an Spirillum erinnert (das allerdings Geißelbüschel an den Polen hat). Von der Gattung Spirillum trennt die Spirochaete pallida die Flexibilität der Spirale, der Besitz nur einer Geißel an jedem Pol, und die (allerdings noch sicherer zu beweisende) Fähigkeit der Längsteilung.

Tafeln

zu

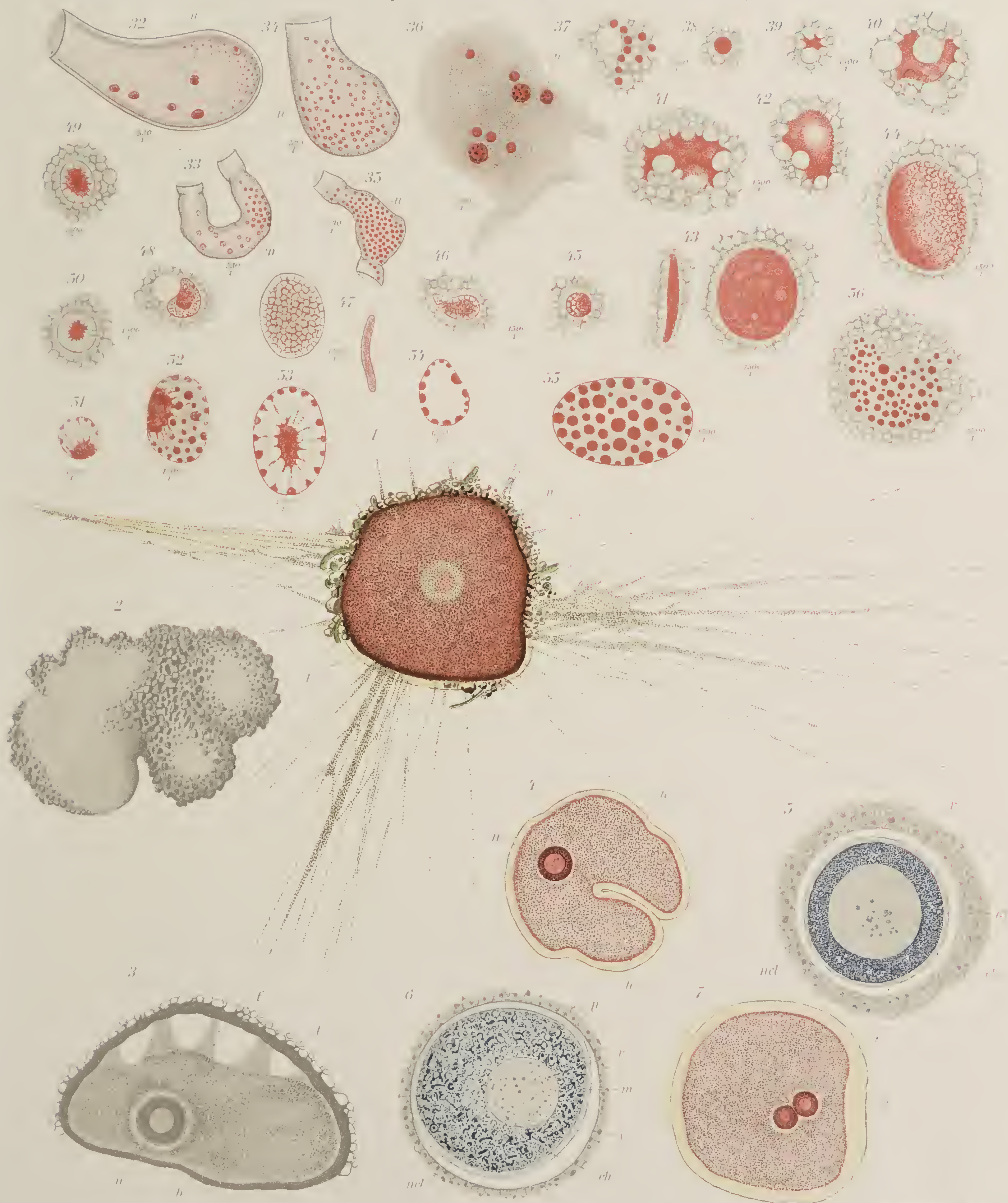
Fritz Schaudinns Arbeiten

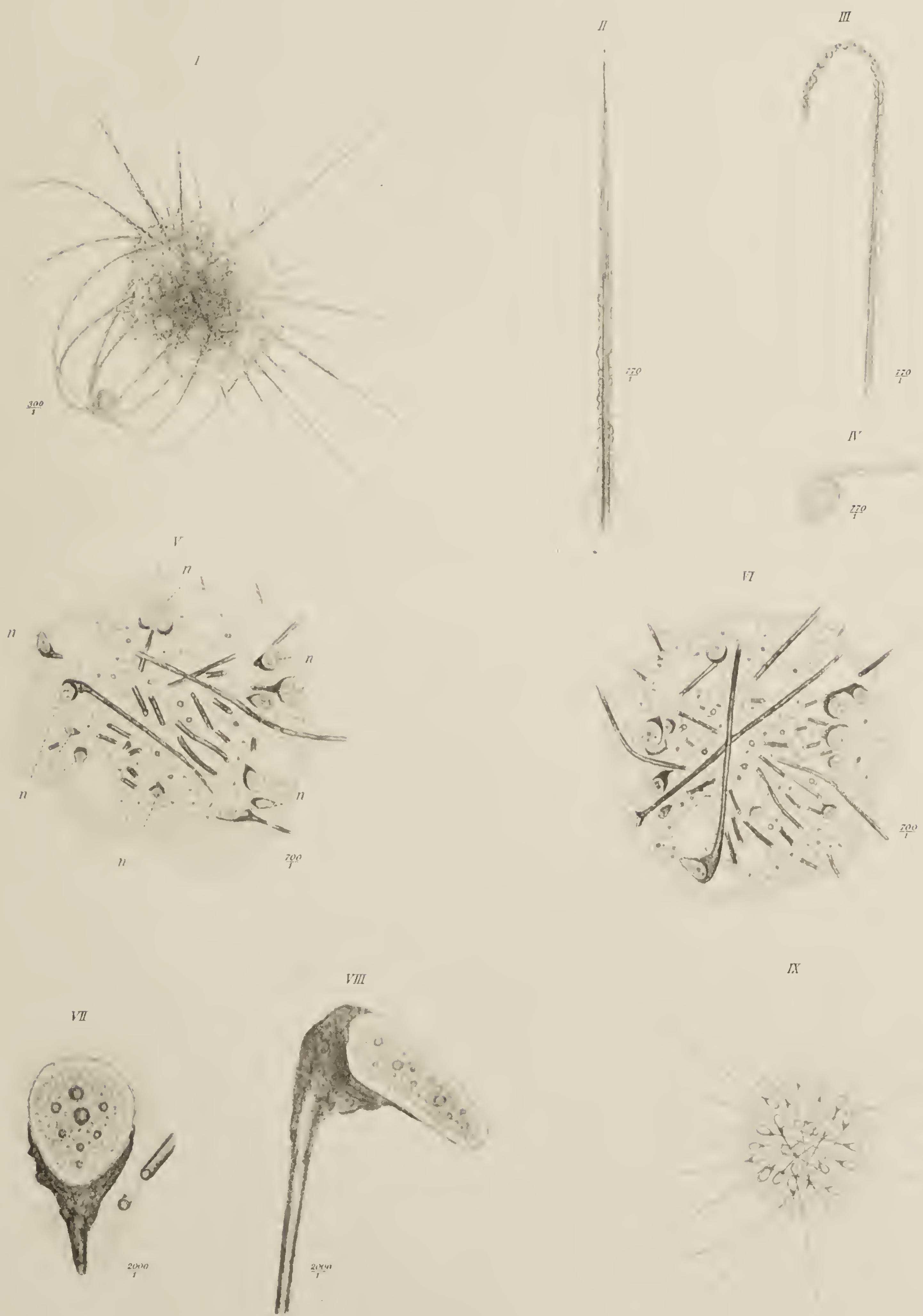
Calcituba polymorpha Roboz



Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



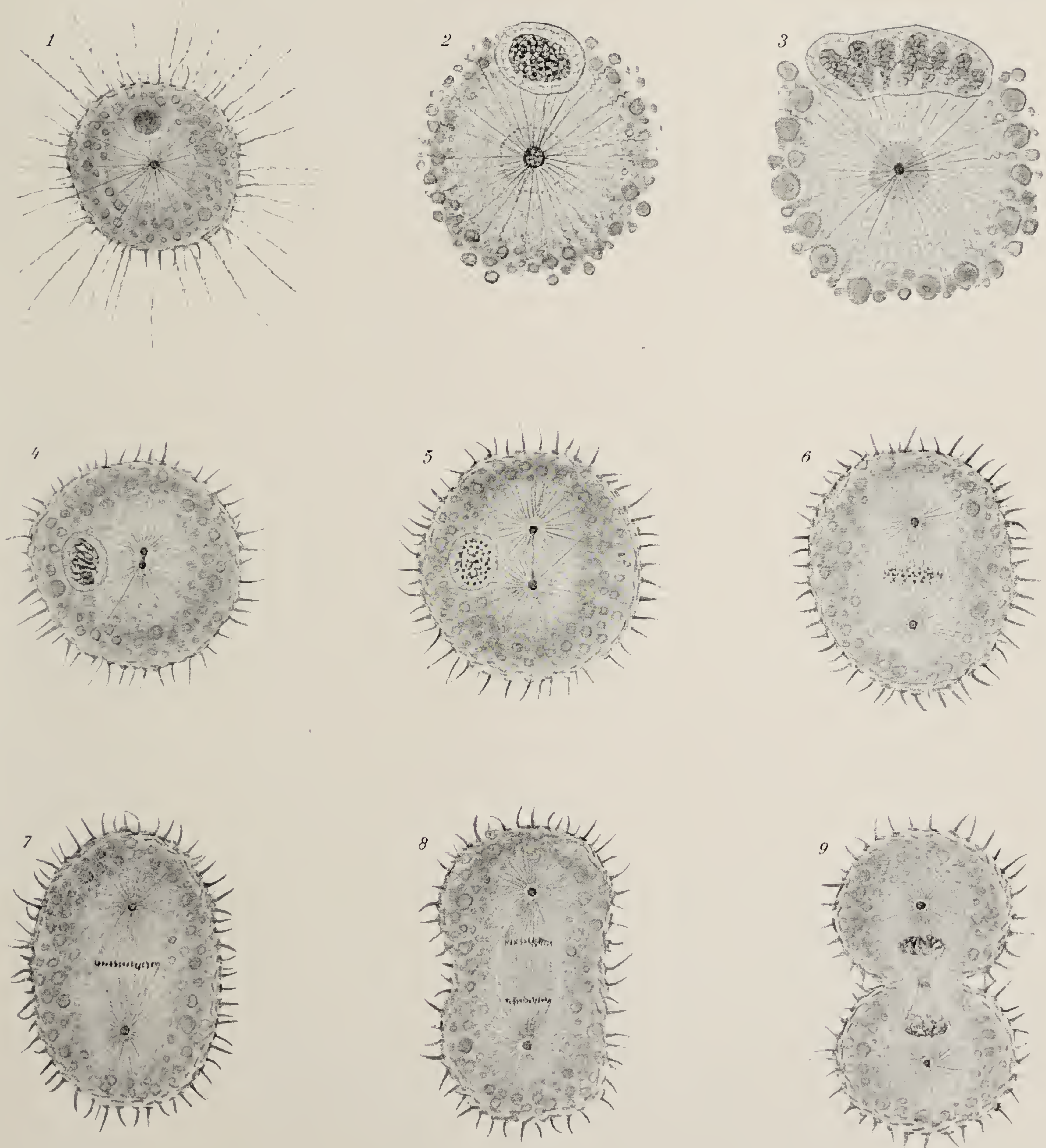


Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



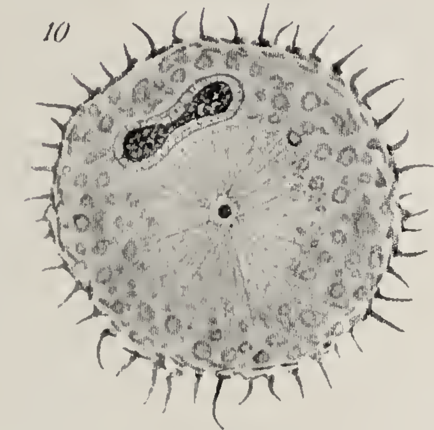
Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

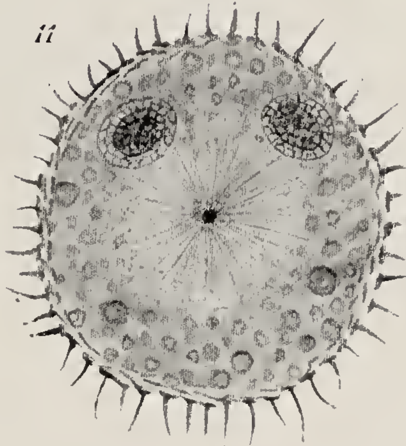
Acanthocystis aculeata, Hertwig u. Lesser

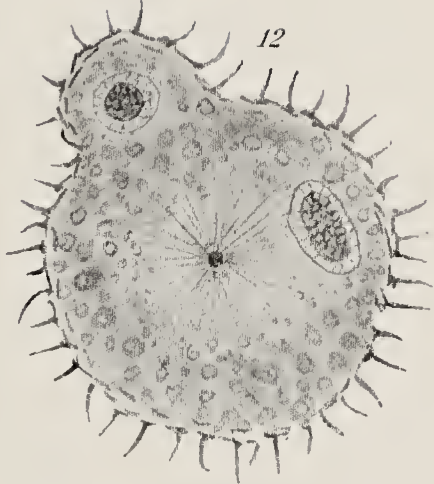


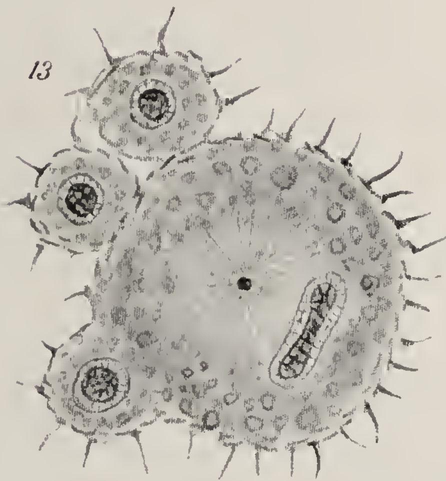
Leopold Voss, Hamburg

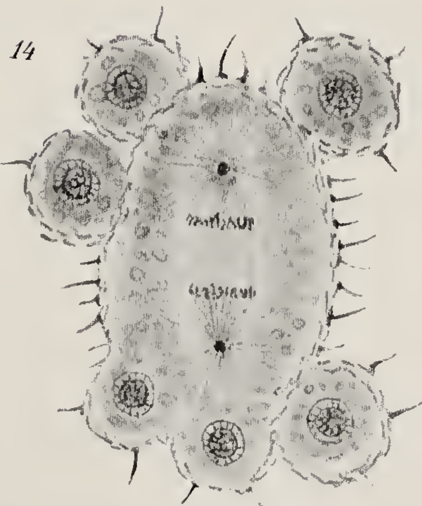
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



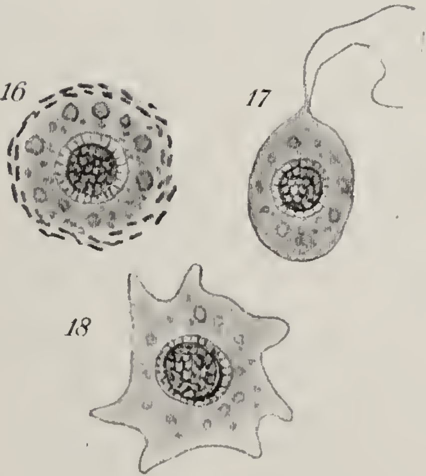


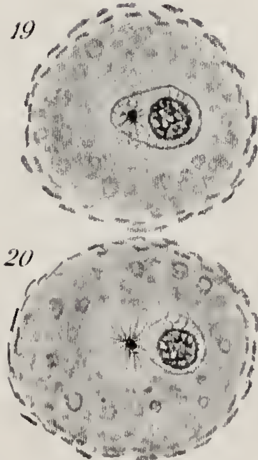


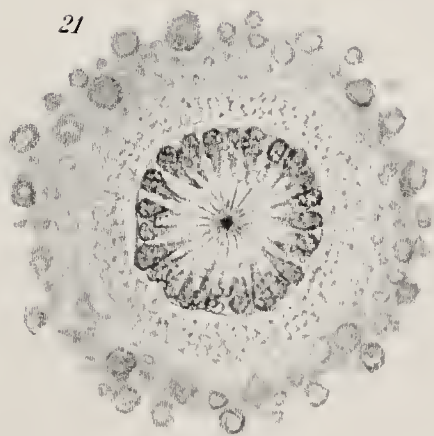












Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Copulation zweier Schwärmsporen

Kernvermehrung zur Sporogonie

Junger Sporont

Kernvermehrung

Die Kerne sind blau; Kerntheilungen sind durch Spindeln gekennzeichnet

Vegetative Vermehrung der Sporonten

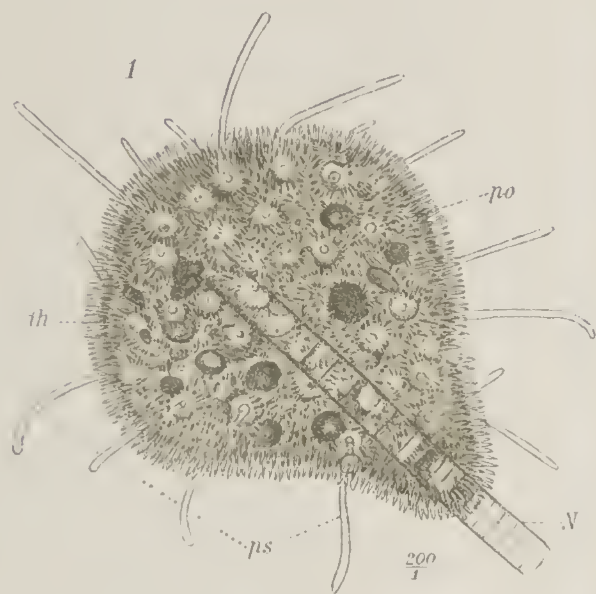
Sporont

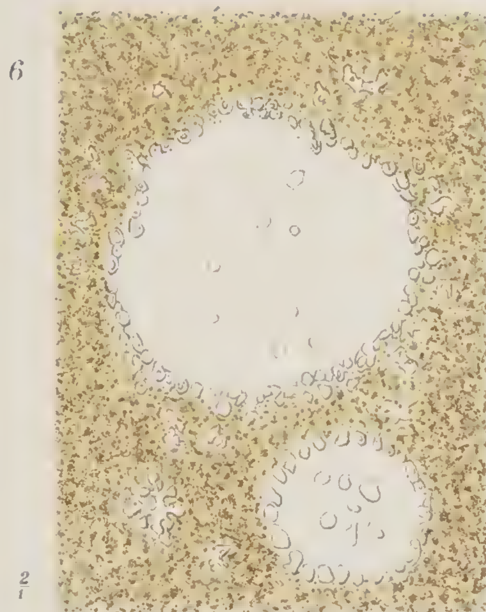
Zweitheilung

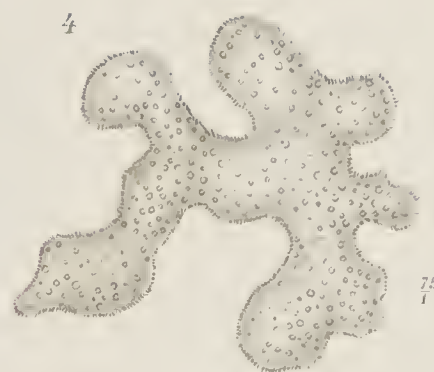
Vieltheilung

Leopold Voss, Hamburg



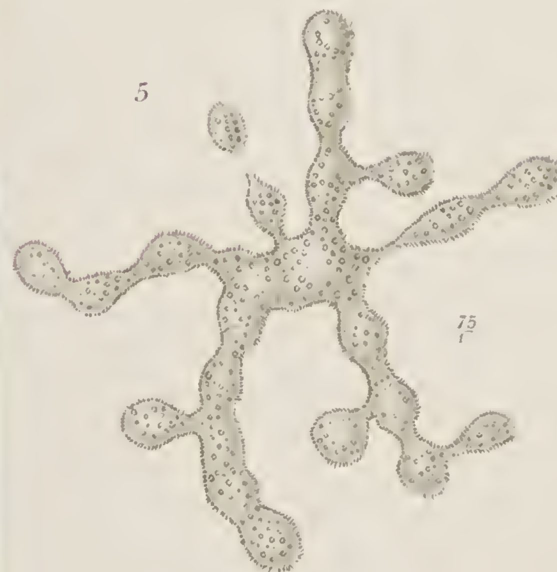


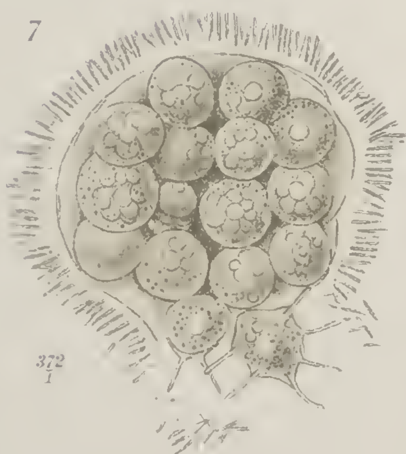


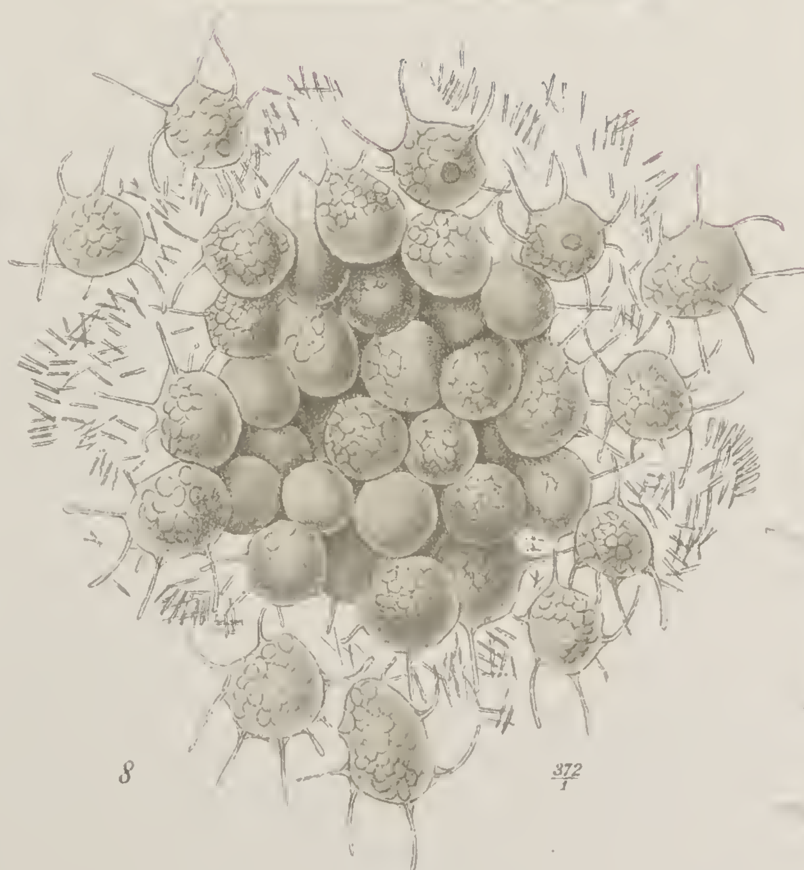






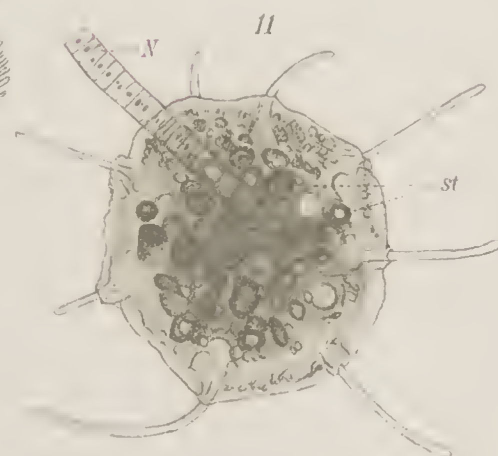








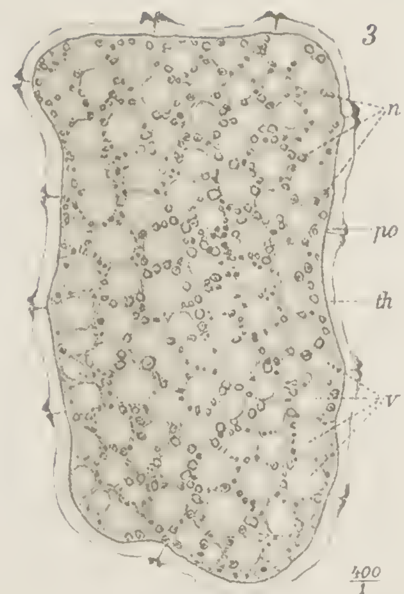


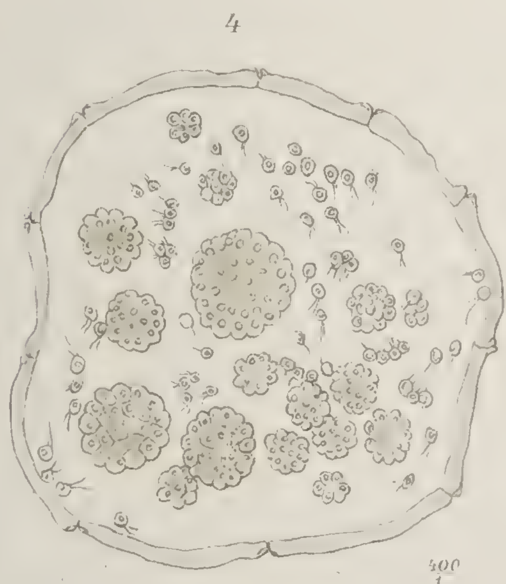


Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

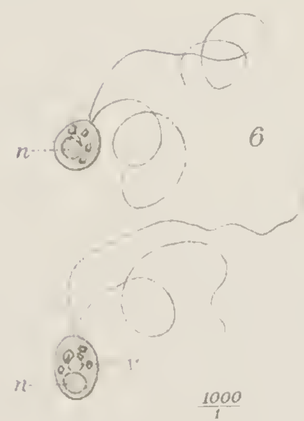




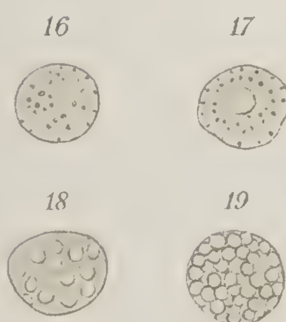




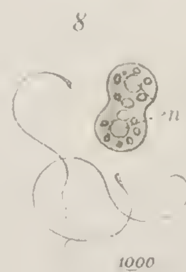


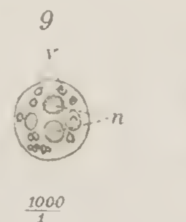


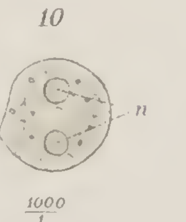


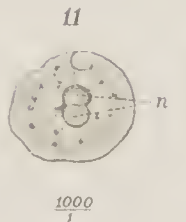


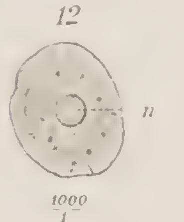
















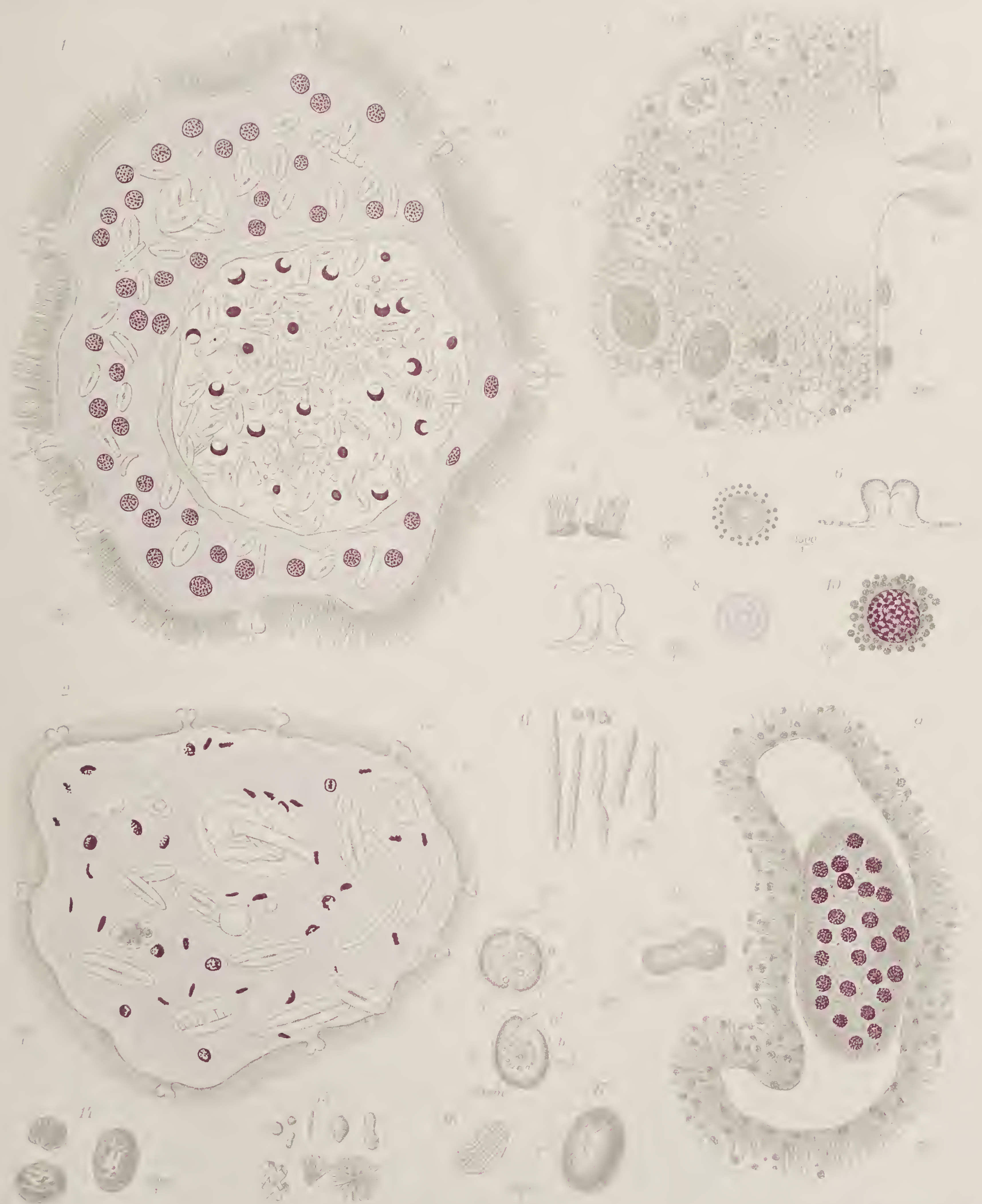






Leopold Voss, Hamburg

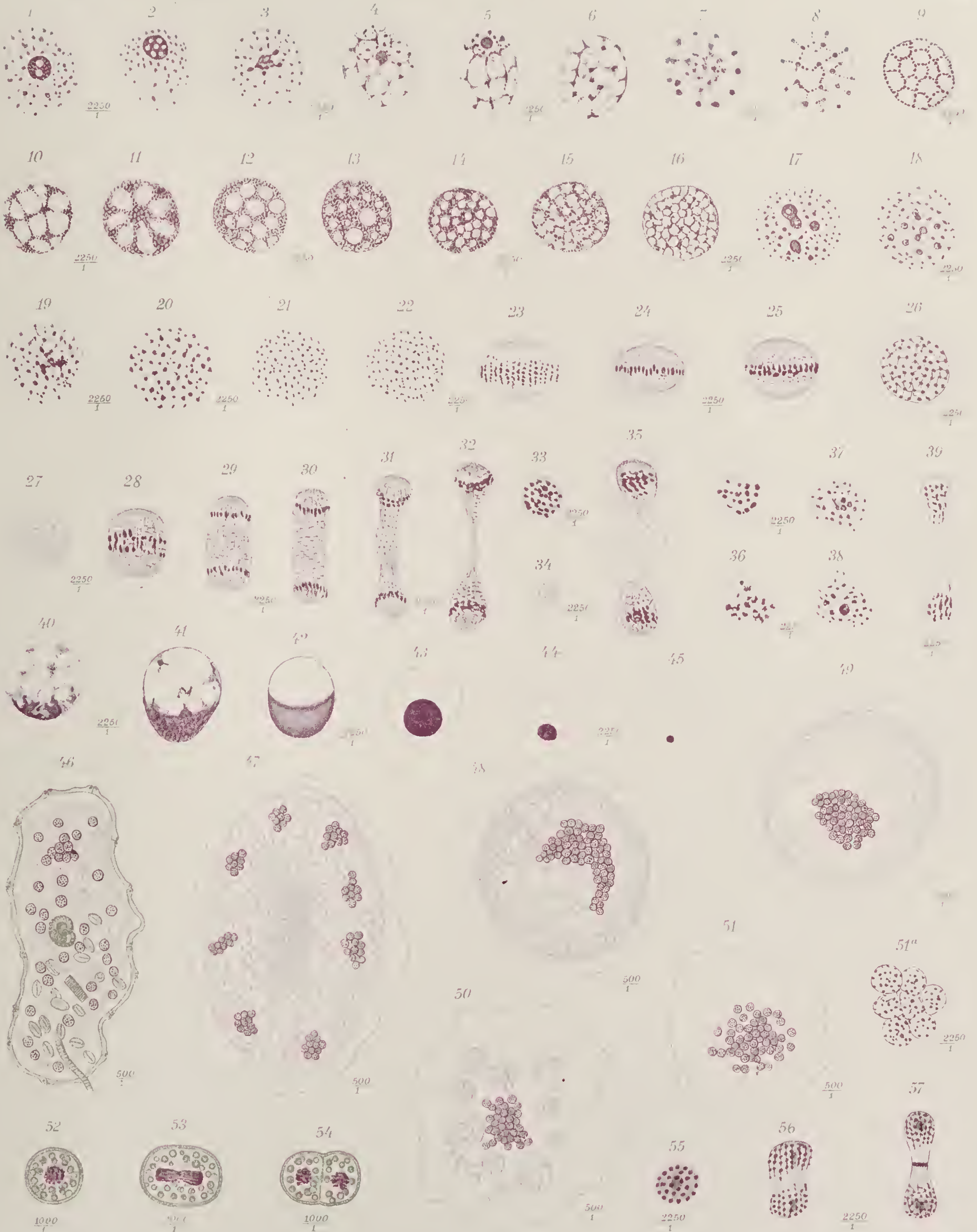
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



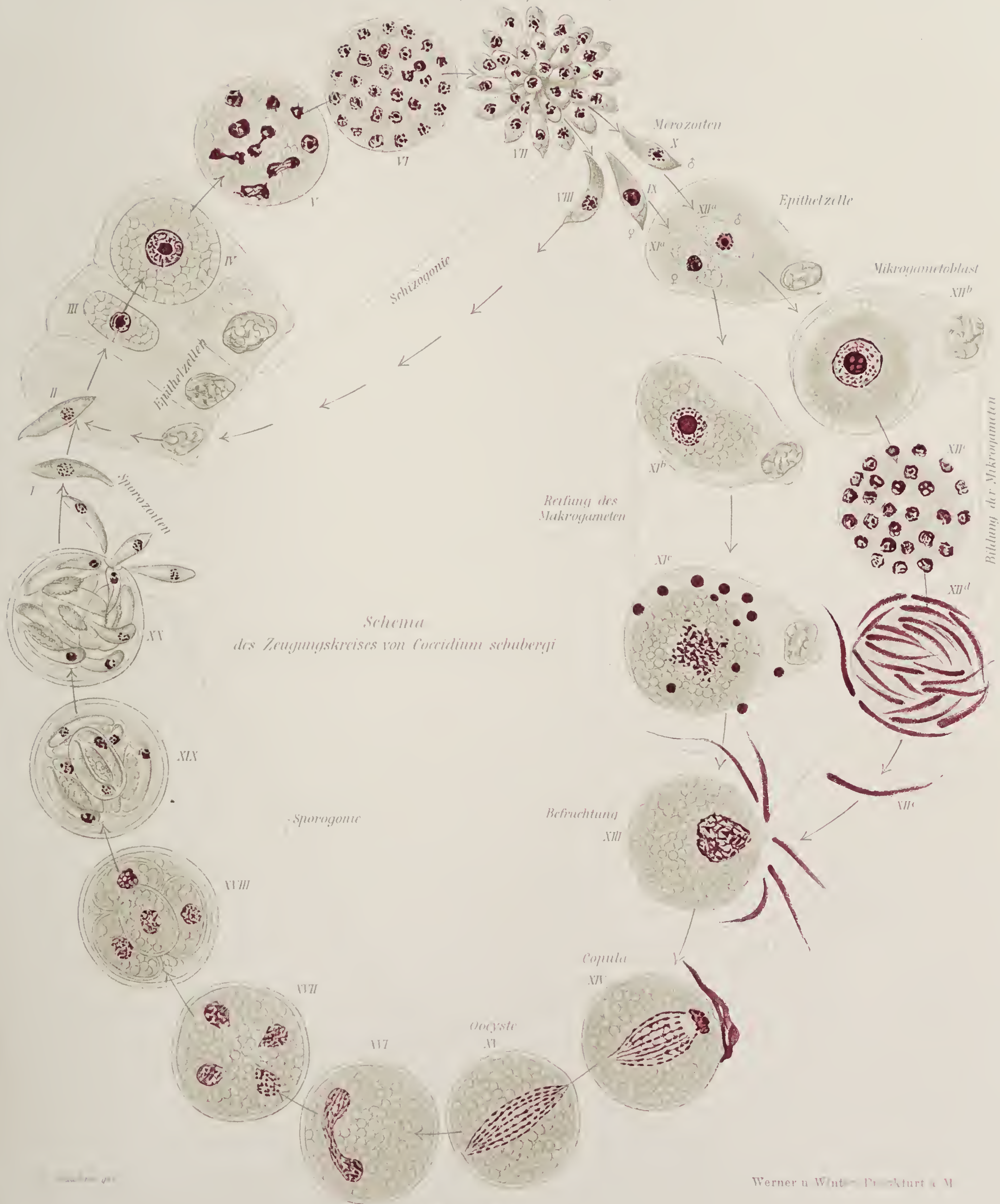
Leopold Voss, Hamburg   Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



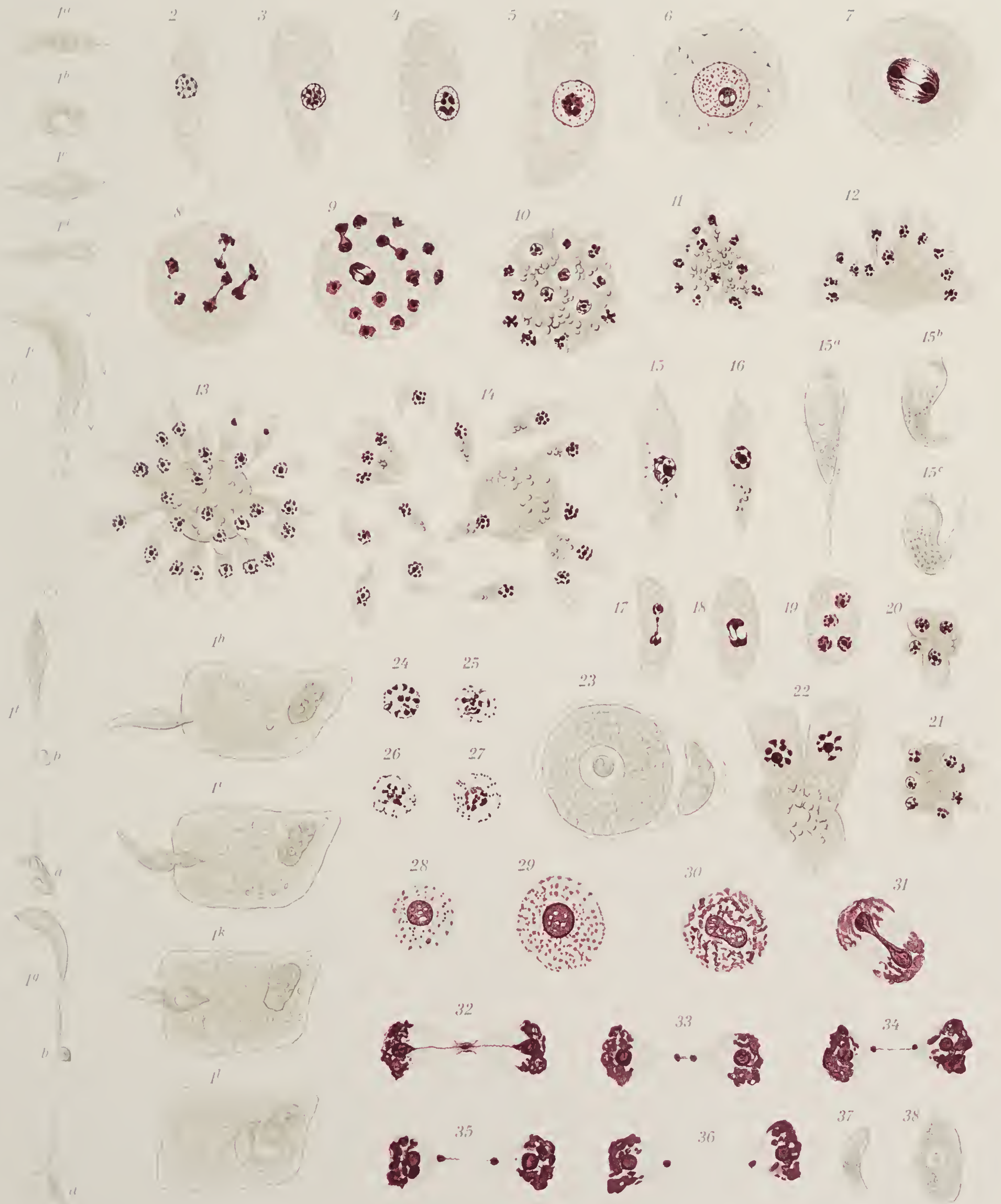
Leopold Voss, Hamburg. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter Frankfurt a. M.

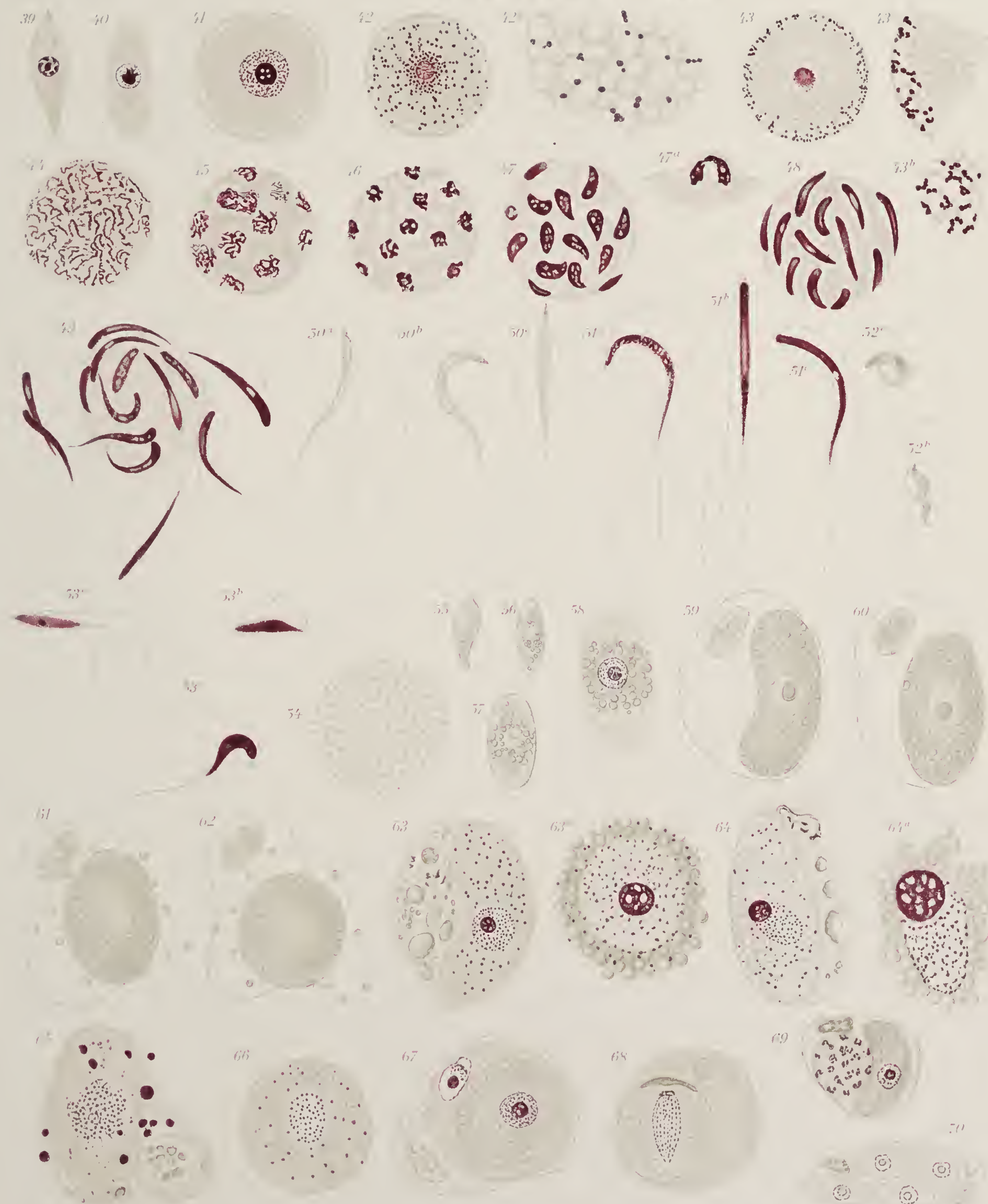


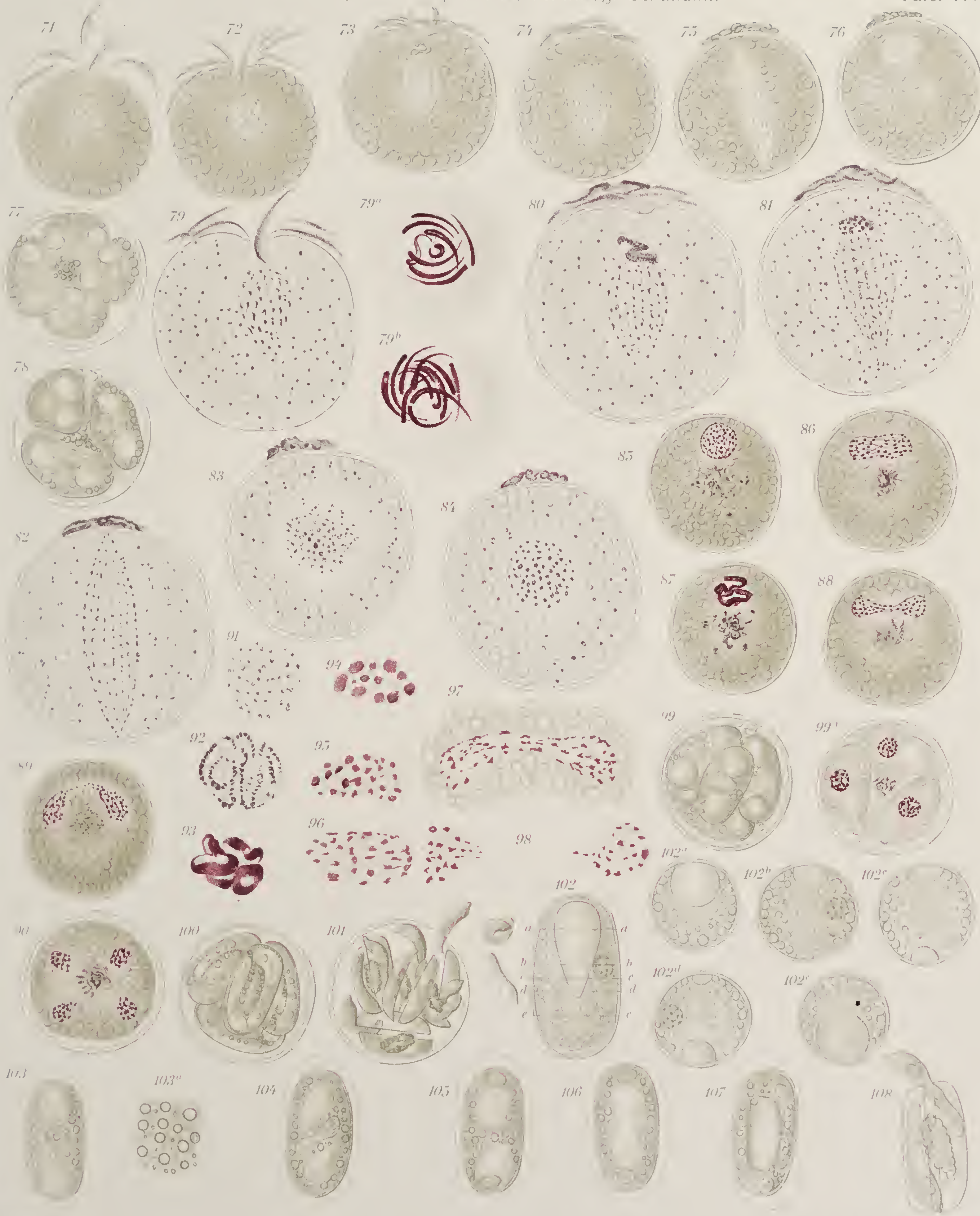
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.
Leopold Voss, Hamburg



Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

 Coccidium (Eimeria) schubergi Schaudinn u. Lacazei





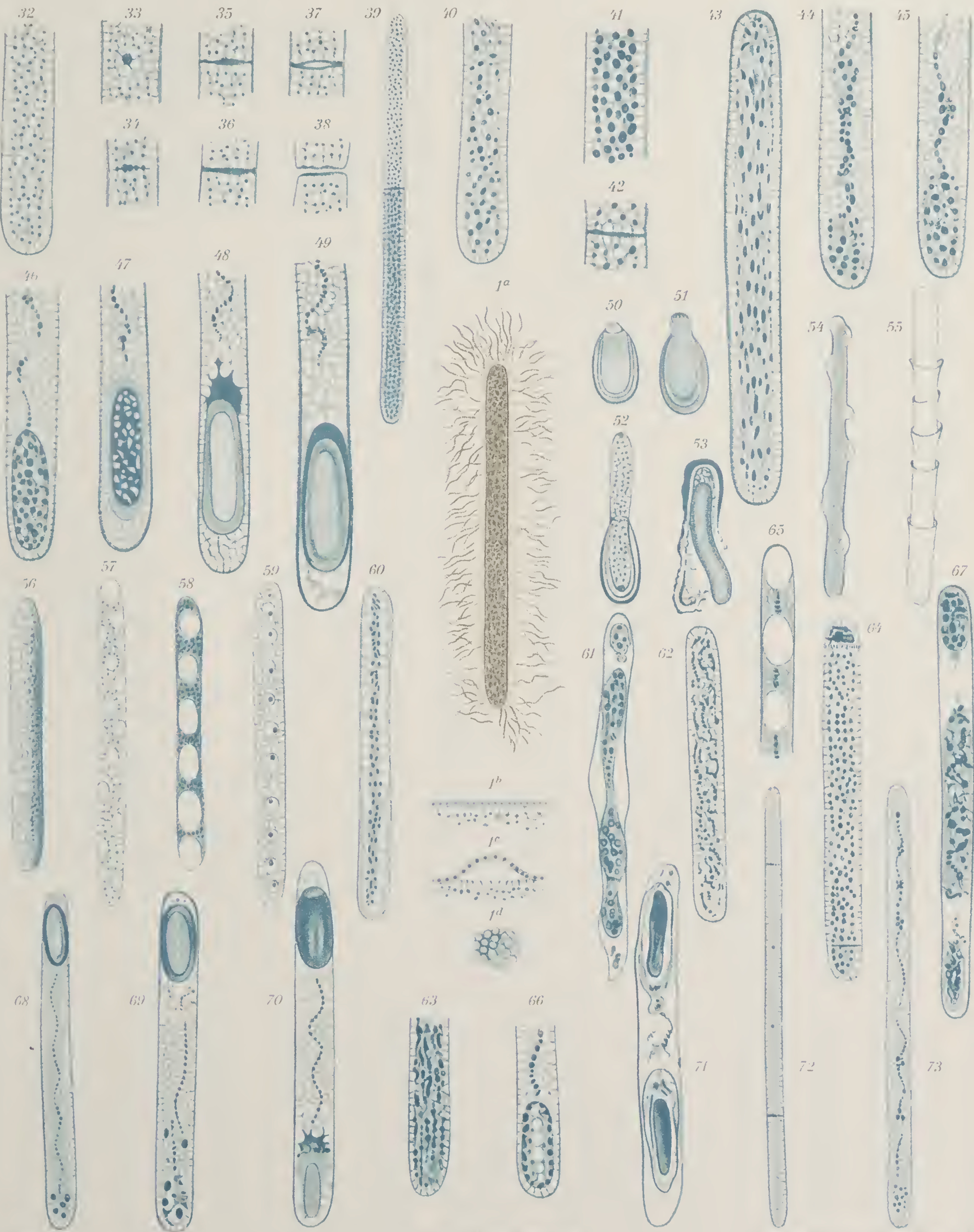
Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Bacillus sporonema n. sp. (1-60)
u. Bacillus bütschlii n. sp. (1-31)



F. Schaudinn gez.
Leopold Voss, Hamburg
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

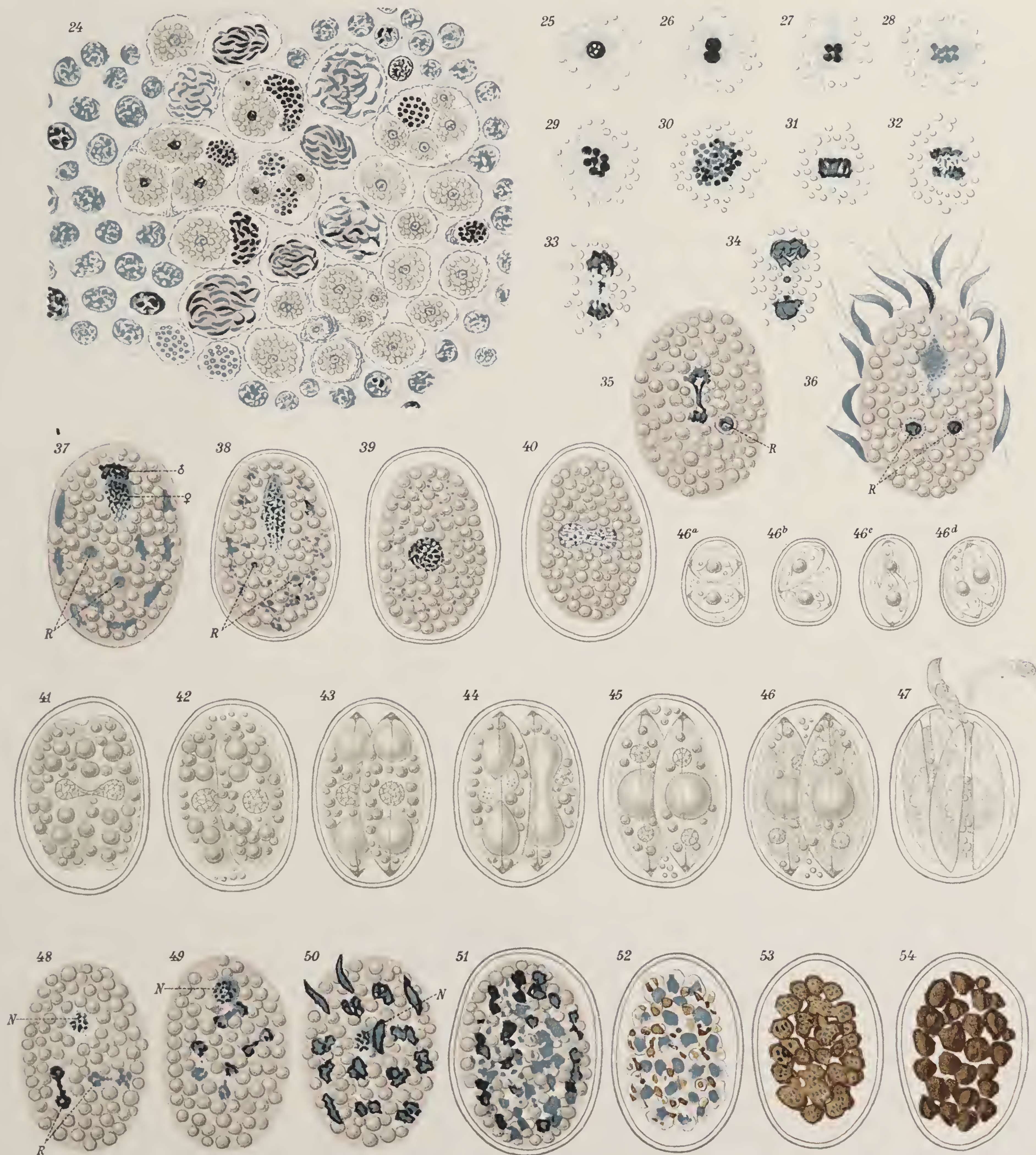


Leopold Voss, Hamburg
Werner & Winter, Frankfurt a M.



Leopold Voss, Hamburg
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Cyclospora caryolytica Schaudinn



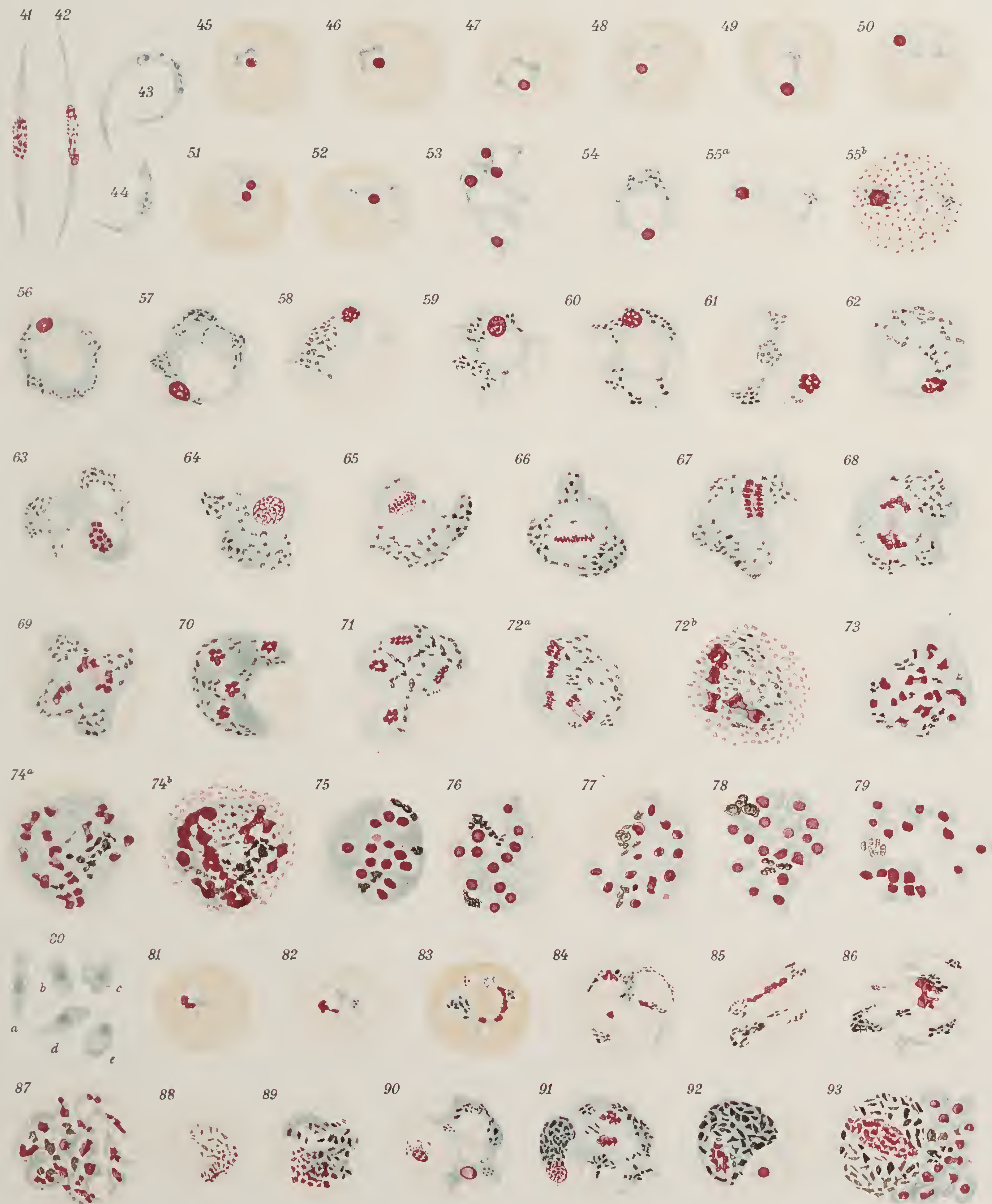
Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

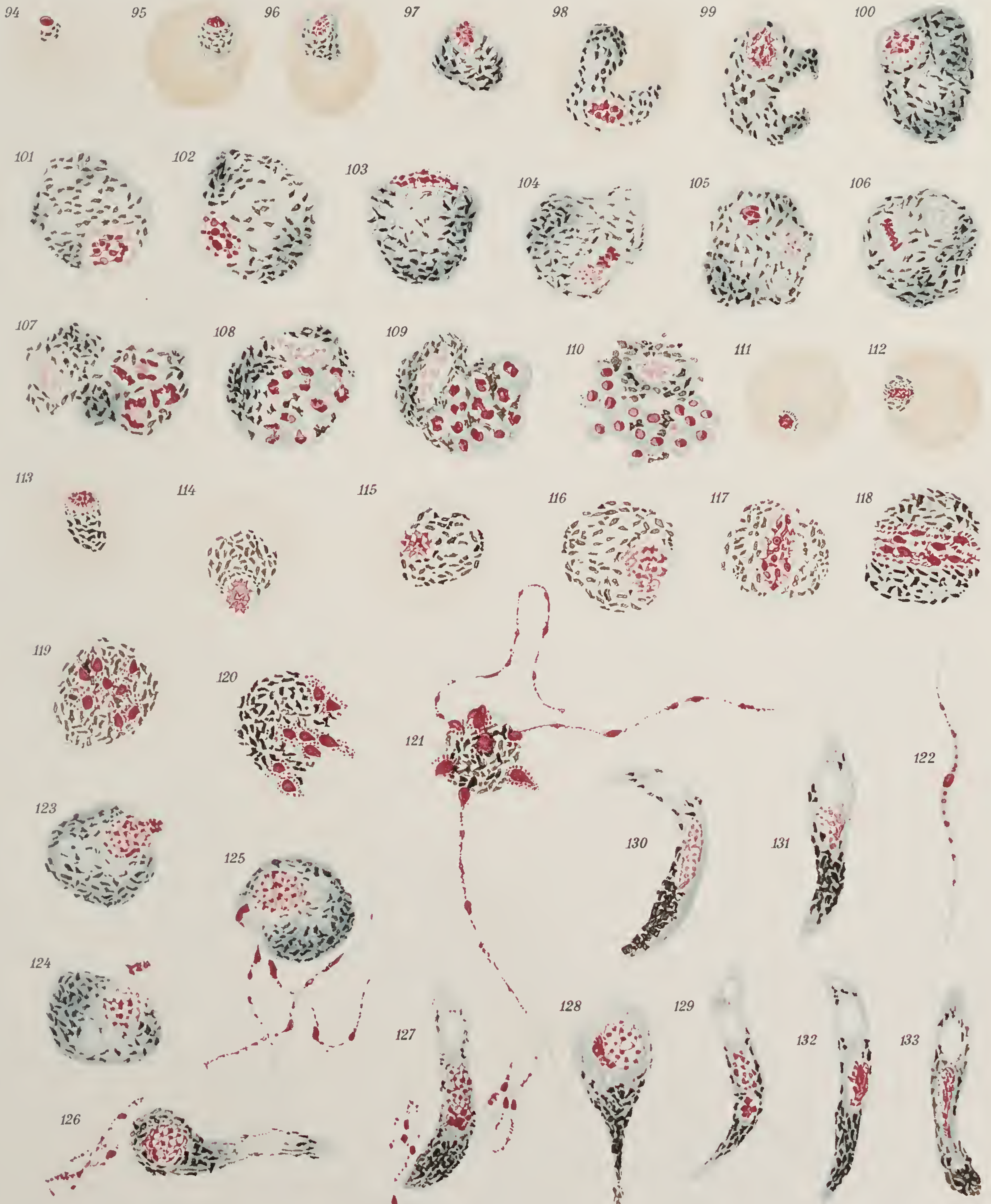


Leopold Voss, Hamburg

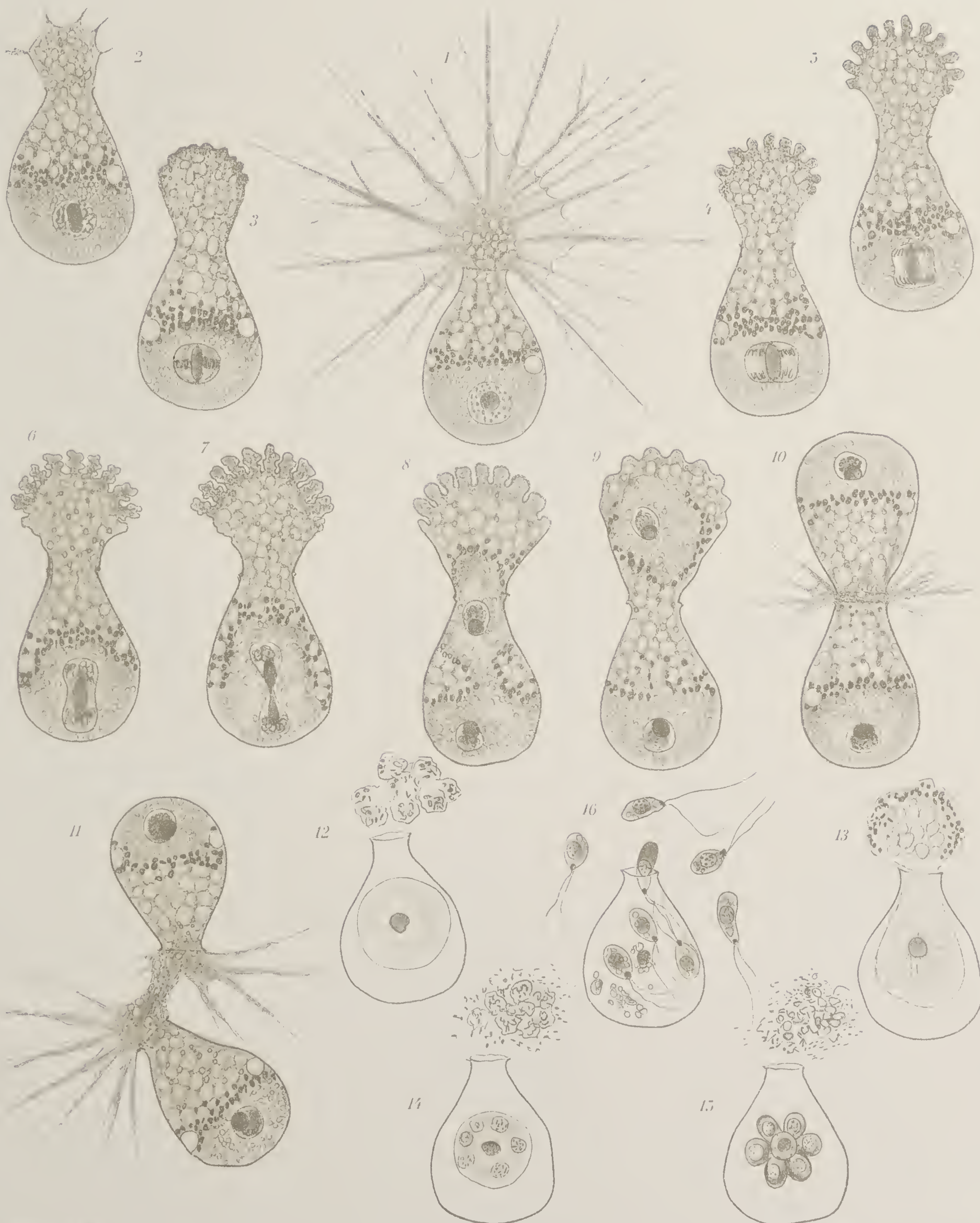
Werner u. Winter, Frankfurt a M.



Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



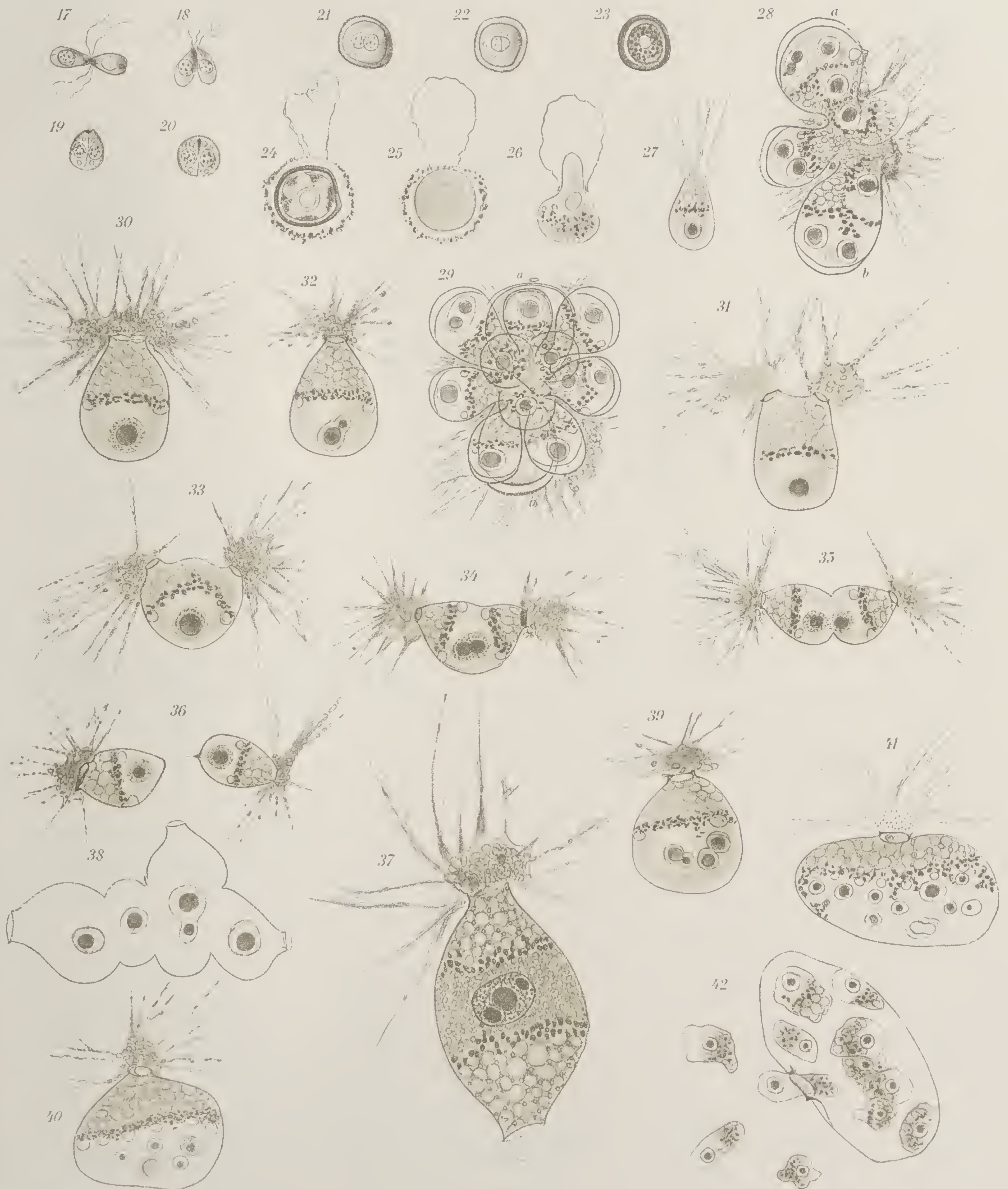
Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Chlamydophrys enchelys Cienk.

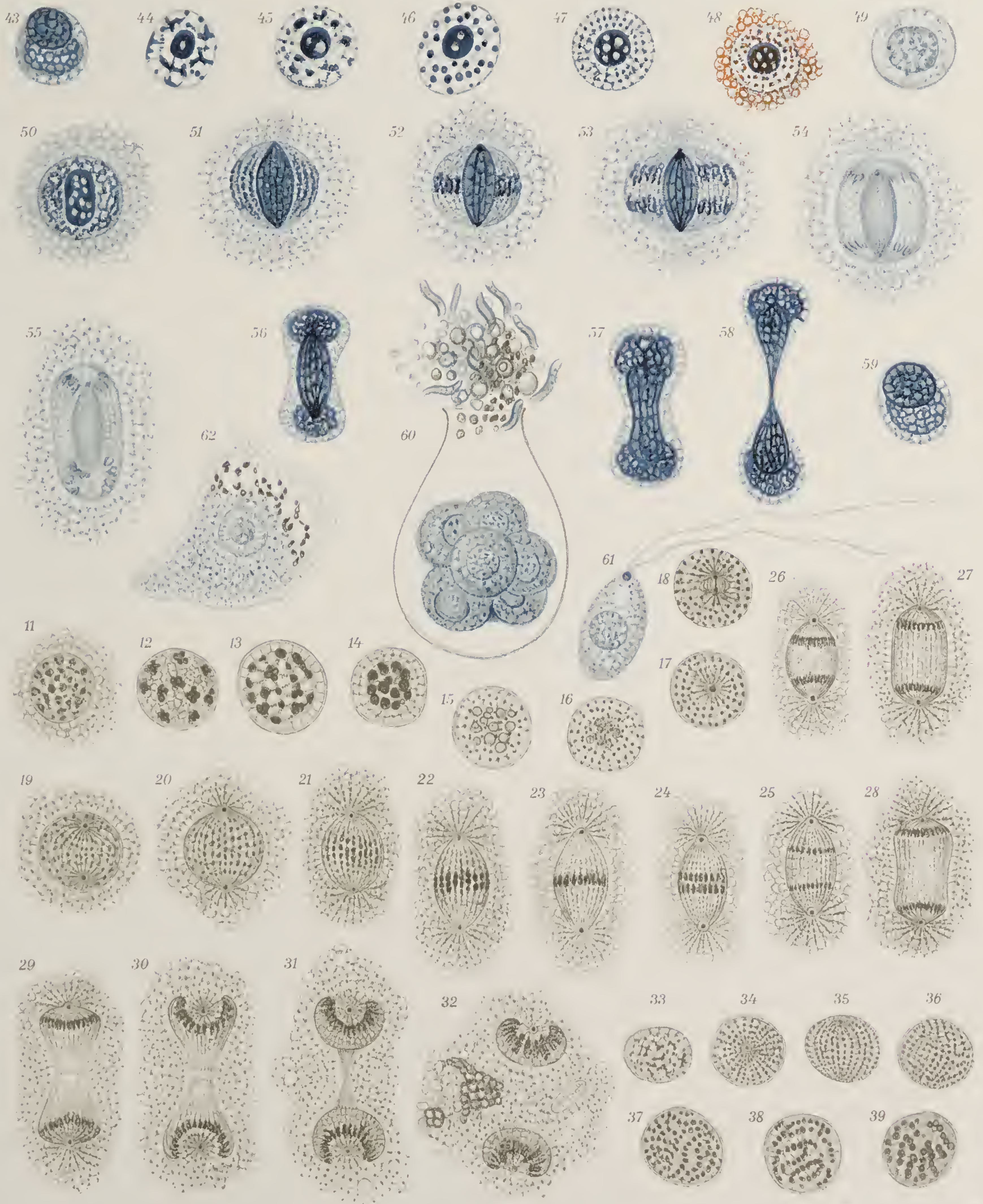
Tafel XXV.



Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

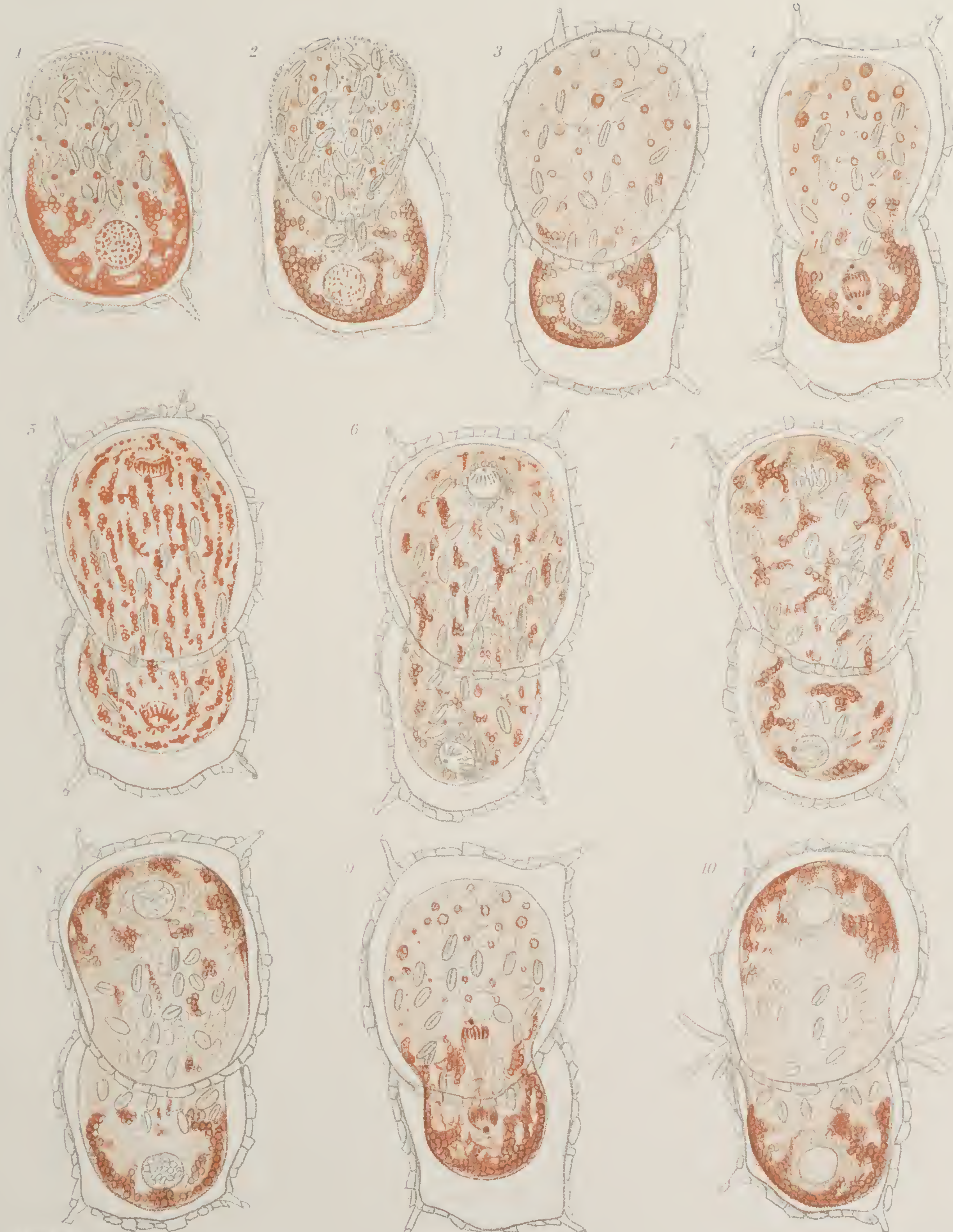
Chlamydophrys enchelys Cienk (43-62)
Centropyxis aculeata Stein (11-39)



Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Centropyxis aculeata Stein
(Nach unfertigen Zeichnungen von Schaudinn)



Leopold Voss, Hamburg
Werner u. Winter Frankfurt a. M



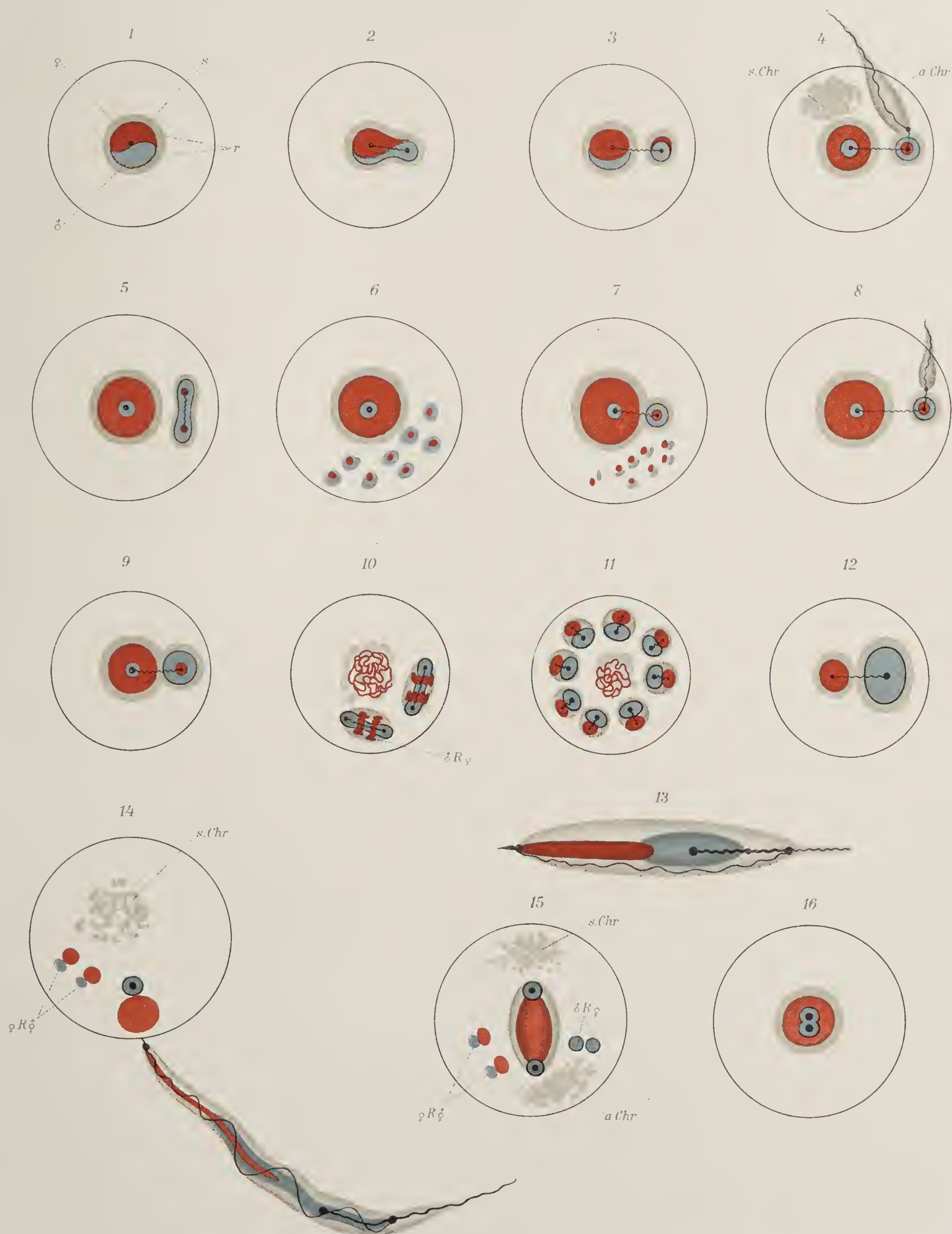
Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Halteridium noctuae (24-50)
u. Leucocytozoon ziemanni (Lav.) (51-58)



Leopold Voss, Hamburg

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



Leopold Voss, Hamburg Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

TAFELN